Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

W. RUHLAND UNTERDEUFSTETTEN — **L. BRAUNER** MÜNCHEN — **E. BÜNNING** TÜBINGEN

49. BAND, 1. HEFT

MIT 51 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 24. APRIL 1957)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1957

Planta (Berl.)

Preis DM 21.–

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E). Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*.

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophotographien u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Inst. der Universität.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

---

49. Band **Inhaltsverzeichnis** 1. Heft

Jacobi, G., Enzyme des Kohlenhydratstoffwechsels in Extrakten von Ulva lactuca 1

Junges, W., Beziehungen zwischen der photoperiodischen Angepaßtheit der Pflanzen und der geographischen Breite ihrer Heimat. Mit 18 Textabbildungen 11

Thielke, Ch., Über Differenzierungsvorgänge bei Cyperaceen. II. Entstehung von epidermalen Faserbündeln in der Scheide von Carex. Mit 5 Textabbildungen 33

Raadts, E., und H. Söding, Chromatographische Untersuchungen über die Wuchsstoffe der Haferkoleoptile. Mit 4 Textabbildungen 47

Haupt, W., Die Induktion der Polarität bei der Spore von Equisetum. Mit 20 Textabbildungen 61

Milovidov, P., Zur Frage des sogenannten Golgi-Apparates („Apparato reticolare interno"). Mit 4 Textabbildungen 91

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta, Bd. 49, S. 1—10 (1957)

Aus der Botanischen Abteilung des Instituts für Meereskunde der Universität Kiel

ENZYME DES KOHLENHYDRATSTOFFWECHSELS IN EXTRAKTEN VON ULVA LACTUCA

Von

GÜNTER JACOBI

(Eingegangen am 26. November 1956)

I. Einleitung

Untersuchungen über den Intermediärstoffwechsel der Algen beschränkten sich fast ausschließlich auf die Süßwasserformen, insbesondere auf *Chlorella*. Dagegen sind kaum Angaben über den chemischen Ablauf des Zellgeschehens in den Meeresalgen gemacht, obwohl bereits WATANABE (1932, 1937) Unterschiede in der Reaktionsweise von Süßwasser- und Meeresalgen verzeichnete. Hinsichtlich der Fermente des Kohlenhydratstoffwechsels mariner Formen liegen neben einer weiteren Studie von WATANABE (1949) über die Dehydrogenasen von Rot-, Braun- und Grünalgen, darunter *Ulva lactuca*, noch die Arbeiten von DUNCAN, MANNERS und ROSS (1956) über die Carbohydrasen verschiedener Formen sowie von BEAN und HASSID (1956) über eine Carbohydratoxydase in der Rotalge *Iridophycus flaccidum* vor. Ein fermentativer Reaktionsablauf, wie er für *Chlorella* von HOLZER und HOLZER (1952) und für die höheren Pflanzen von AXELROD und Mitarb. (1953), GIBBS (1952, 1954) sowie von VENNESLAND und Mitarb. nachgewiesen wurde, ist in Meeresalgen unseres Erachtens bisher nicht erfaßt worden. Es schien daher wünschenswert, einen Einblick in den Mechanismus des Kohlenhydratstoffwechsels einer Meeresalge zu nehmen. Die vorliegende Arbeit umfaßt einmal die Extraktion und zum anderen die Austestung verschiedener Enzyme des Zuckerabbaues.

II. Material und Methodik

Für enzymatische Studien an Meeresalgen schien *Ulva lactuca* aus verschiedenen Gründen ein geeignetes Objekt zu sein. Auf Grund der in den Jahren 1951/52 durchgeführten Untersuchungen über den Stickstoffhaushalt mariner Braun- und Grünalgen war eine homogene N-Verteilung im Thallus dieser großflächigen Grünalge bekannt (JACOBI 1953). Es wurde zwar zwischen den Objekten der einzelnen Analysengruppen eine große biologische Fehlerbreite beobachtet; innerhalb der der Analysengruppen, die sich aus Pflanzen zusammensetzten, welche an einem Tag von einem Standort gesammelt wurden, bestand jedoch eine gute Konstanz. Die für die vorliegende Arbeit verwendeten

Objekte entstammen einmal einer im Herbst 1955 angesetzten Kultur von *Ulva lactuca*[1] und sind zum anderen Pflanzen, die im Sommer 1956 in der Kieler Förde gesammelt und in wenigen Tagen aufgearbeitet wurden. Auf die Art der Aufarbeitung und der Extraktion wird unten näher eingegangen.

Die Enzymaktivität wurde nach dem optischen Test von WARBURG und CHRISTIAN (1936) bestimmt. Dieser Test beruht auf der Eigenschaft des bei 340 mμ auftretenden Absorptionsmaximums der reduzierten Form von Diphospho- und Triphosphopyridinnucleotid, welches im oxydierten Zustand verschwindet. Die Teste wurden im Photometer „Eppendorf" bei 366 mμ ausgeführt. Die je Minute sich verändernde Extinktion wurde in 0,001 Extinktionseinheiten (△ E) angegeben. Die Testbedingungen sind den von BÜCHER und Mitarb. (s. BEISENHERZ u. a. 1953) gemachten Angaben entnommen.

Reine Präparate von Glucose-1-Phosphat, Glucose-6-Phosphat und Fructose-1,6-Diphosphat wurden als Ba-Salz von der Firma Boehringer (Mannheim) bezogen und nach Ausfällung des Bariums mit Na_2SO_4 als neutrale Lösung in den Test eingesetzt. Ein Gemisch von Dioxyacetonphosphat und 3-Phosphoglycerinaldehyd wurde aus Fructosediphosphat durch Spaltung mit Aldolase nach MEYERHOF (1938) hergestellt. Oxalessigsäure war ein Produkt der Firma Fluka. Brenztraubensäure, α-Ketoglutarsäure und DPN^+ (75%ig) wurden von der Firma Boehringer bezogen. $DPNH + H^+$ wurde durch Reduktion des DPN^+ mit Dithionit dargestellt. Für die kombinierten Teste wurden kristallisierte reine Fermentpräparate verwendet. Kristallisierte Alkoholdehydrogenase wurde nach RACKER (1950) dargestellt. Glycerophosphatdehydrogenase (Baranowski-Ferment), Milchsäuredehydrogenase und Glutaminsäuredehydrogenase waren Präparate der Firma Boehringer. Die Proteinbestimmung erfolgte nach der Biuretmethode durch Messung der blauen Farbe bei 546 mμ.

III. Einfluß verschiedener Aufschlußverfahren auf die Enzymaktivität

Es wurden mehrere Aufschlußverfahren angewandt, um die optimalen Extraktionsbedingungen festzulegen. Folgende Methoden wurden verwendet:

1. Homogenisieren im Potter-Elvehjem; 2. Zermörsern mit Quarzsand; 3. Homogenisieren im Homogenisator der Firma Bühler (Tübingen); 4. Aufschluß in flüssiger Luft; 5. Herstellung eines Acetontrockenpulvers.

In den Fällen 1. bis 4. wurden die Algen mit 0,5 mol Phosphatpuffer p_H 7,4 oder mit Triäthanolaminpuffer (TRAP) p_H 7,4 im Verhältnis 1:5 (1 Teil Frischgewicht und 4 Teile Puffer) homogenisiert. Das Acetontrockenpulver wurde mit der 10fachen Menge Puffer versetzt, da das Material stark quillt. Die so hergestellten Homogenate wurden auf einer hochtourigen Zentrifuge bei 15000 U/min abzentrifugiert. Der klare Überstand wurde direkt für die Teste verwendet.

Die Aktivität wird in Δ E/min pro ml Extrakt angegeben. Als Maß der Ausbeute, welches einen Vergleich der verschiedenen Methoden

[1] Die Kultur wurde dank der Bemühungen von Herrn Professor Dr. C. HOFFMANN im Institut für Meereskunde, Kiel, angesetzt.

untereinander gestattet, dient die „spezifische Aktivität", ausgedrückt in Aktivität pro mg Protein/ml. Da sich in diesen Untersuchungen bei der Aldolase, der Triosephosphatdehydrogenase und der Äpfelsäuredehydrogenase das gleiche Bild ergab, sind als Beispiel nur die Werte angeführt, die bei der Austestung der Äpfelsäuredehydrogenase erhalten wurden. Die Angaben der Testbedingungen sind im nächsten Abschnitt wiedergegeben. In der Zusammenstellung der Tabelle 1 sind die Werte, die bei Verwendung des Acetontrockenpulvers und des Extraktes, der durch Homogenisieren des Gerätes der Firma Bühler gewonnen wurden, fortgelassen, da beide Methoden stets zu Verlusten führten.

Tabelle 1. *Extraktion der Äpfelsäuredehydrogenase unter verschiedenen Bedingungen* (TRAP = Triäthanolaminpuffer)

Extraktion	Puffer	mg Protein/ml	Aktivität	Spezifische Aktivität
Potter-Elvehjem	TRAP	1,24	$0{,}32 \times 10^3$	$2{,}58 \times 10^2$
Potter-Elvehjem	Phosphat	2,35	$1{,}40 \times 10^3$	$5{,}97 \times 10^2$
Zermörsern mit Quarzsand . .	TRAP	0,82	$0{,}46 \times 10^3$	$5{,}61 \times 10^2$
Zermörsern mit Quarzsand . .	Phosphat	1,03	$0{,}44 \times 10^3$	$4{,}27 \times 10^2$
Flüssige Luft	TRAP	1,26	$0{,}73 \times 10^3$	$5{,}16 \times 10^2$

Aus diesen Ergebnissen ersieht man deutlich, daß die Extraktion in Phosphatpuffer nach Homogenisieren im Potter-Elvehjem die günstigsten Bedingungen ergibt.

Hinsichtlich der Extraktion von Enzymen aus Meeresalgen nahmen Duncan, Manners und Ross (1956) als Maß der Ausbeute den nach Kjeldahl bestimmbaren Total-N und fanden bei *Rhodymenia palmata* die größten Werte bei Verwendung von 0,25% Na_2CO_3 mit 3,7%; es folgen 0,2 mol Phosphatpuffer mit 3,1%, destilliertes Wasser mit 3,0%, 0,2 mol Boratpuffer p_H 9,0 = 2,3%, 3% KCl = 2,1%; geringere Werte wurden mit organischen Lösungsmitteln erhalten. Von diesen Autoren sind jedoch keine Angaben über die spezifischen Aktivitäten bei Verwendung der verschiedenen Lösungsmittel gemacht worden. Von wesentlicher Bedeutung ist aber die Anmerkung, daß der nach Extraktion verbleibende Rückstand von Homogenaten der *Laminaria*thalli trotz eines relativ großen N-Gehaltes von 1,9% N keine Carbohydraseaktivität mehr aufweist.

IV. Nachweis verschiedener Enzyme

Mit der oben angegebenen Aufschlußmethode in Phosphatpuffer wurden verschiedene Enzyme mit dem Ziel getestet, einen Einblick in den Mechanismus des Kohlenhydratabbaues von *Ulva lactuca* zu gewinnen. Eine Zusammenstellung der Aktivitäten der einzelnen Fermente ist am Schluß dieses Abschnittes wiedergegeben.

Aldolase. Die Bestimmung erfolgte nach dem kombinierten Test mit reiner Glycerophosphatdehydrogenase, welche das gebildete Dioxyacetonphosphat in einer von DPNH + H^+-abhängigen Reaktion zu Glycerophosphat umsetzt. Die Testbedingungen wurden der Arbeit von BÜCHER und Mitarb. (1953) entnommen. Der günstigste Einsatz an Extrakt war bei einem Endvolumen von 3,00 ml je Cuvette 0,50 ml. Der Test wurde in Triäthanolaminpuffer p_H 7,4 durchgeführt.

Triosephosphatdehydrogenase. Die Reaktion

3-Phosphoglycerinaldehyd + HPO_4^{2-} + DPN^+ $\rightleftharpoons$ 1,3-Phosphoglycerinsäure + + DPNH + H^+

ist von zwei Gesichtspunkten aus von Bedeutung: Einmal erfolgt im Rahmen des klassischen Glykolyseweges durch diese Reaktion die erste Wasserstoffübertragung vom Substrat auf DPN^+; zum anderen wird hier eine energiereiche Bindung geliefert, die als Folgereaktion, durch das erste phosphatübertragende Ferment (Bücher-Ferment) katalysiert, zu einer ersten ATP-Bildung führt. Die Triosephosphatdehydrogenase besitzt einige für die Aktivität notwendige SH-Gruppen (HOLZER und HOLZER 1952), die im Test durch Cystein oder Na-Thioglykolat reaktiviert werden. Es wurde der sog. „Arsenat-Test" angewendet, bei dem das entstehende Produkt abgefangen wird (siehe auch Rücktest unter Einsatz des ersten phosphatübertragenden Fermentes nach BÜCHER 1953). Da das Gleichgewicht

Dioxyacetonphosphat $\rightleftharpoons$ 3-Phosphoglycerinaldehyd

über die Trioseisomerase weitgehend auf seiten des Dioxyacetonphosphates liegt, wird keine konstante Geschwindigkeit beobachtet. Die Auswertung erfolgte daher mittels des „Stopp-Testes", bei dem die Zeit in Sekunden gemessen wird, in der ein ΔE von 100 abläuft. Je größer der Zeitablauf, um so kleiner ist also die Aktivität des Fermentes. Der günstigste Einsatz lag bei 0,10 ml pro Cuvette bei einem Endvolumen von 3,00 ml und einer Schichtdicke von $d = 1$ cm.

Neben dieser mit DPN^+ reagierenden Triosephosphatdehydrogenase konnte ARNON mit seiner Schule in den letzten Jahren zwei weitere Fermente nachweisen und isolieren, die 3-Phosphoglycerinaldehyd als Substrat haben, jedoch mit TPN^+ arbeiten (1952, 1954, 1955). Die TPN^+-abhängigen Enzyme, die nur in Pflanzen vorkommen, unterscheiden sich in ihrem Reaktionsmechanismus.

a) 6-Phosphoglycerinaldehyd + TPN^+ + H_2O → 3-Phosphoglycerinsäure + TPNH + H^+

b) 3-Phosphoglycerinaldehyd + HPO_4^{2-} + TPN^+ ⇌ 1.3-Phosphoglycerinsäure + + TPNH + H^+

Die Reaktion b) ist unter Zusatz von Arsenat irreversibel und zeigt den gleichen Reaktionsmechanismus wie das DPN^+-Ferment. Mit dem Arsenat-Test erfolgte durch HAGEMAN und ARNON (1955) eine

vergleichende Untersuchung über die Variation der DPN^+- und TPN^+-abhängigen Triosephosphatdehydrogenase [(Gleichung b)] im Laufe der Vegetationsperiode von *Pisum*. Das mit TPN^+ reagierende Ferment arbeitet, im Gegensatz zum DPN^+-Ferment, nur in photosynthetisierenden Geweben. Während dieses neue Enzym bisher nur in *Chlorella* und Angiospermen nachgewiesen wurde, war es von Interesse, ob es auch in Meeresalgen vorliegt. Mit der gleichen Aktivität wie das DPN^+-Ferment wurde es auch in *Ulva* nachgewiesen.

Äpfelsäuredehydrogenase. Der Test erfolgte beim p_H-Optimum dieses Fermentes in Diäthanolaminpuffer bei p_H 9,6. Der günstigste Testeinsatz liegt bei 0,01 bis 0,02 ml je Cuvette. Wie aus der Zusammenstellung ersichtlich wird, ist dieses Ferment nach den bisherigen Ergebnissen am aktivsten.

Glucose-6-Phosphatdehydrogenase. Dieses bereits 1931 von WARBURG und CHRISTIAN nachgewiesene Ferment, das von diesen Autoren als „Zwischenferment" bezeichnet wurde, stellt nach heutiger Kenntnis die einleitende Reaktion des oxydativen Glucoseabbaues dar.

$$\text{Glucose-6-Phosphat} + TPN^+ \rightleftharpoons \text{6-Phosphogluconsäure} + TPNH + H^+$$

Das Ferment wird durch Mg^{++} aktiviert und durch Phosphat inhibiert. Da die vorliegenden Teste in Phosphatextrakt ausgeführt wurden, ist anzunehmen, daß ein phosphatfreier Extrakt eine größere Aktivität aufweist. Unter den vorliegenden Bedingungen (entnommen aus „Methods in Enzymology") ist der günstigste Einsatz 0,50 ml je Cuvette.

Der Test auf folgende Enzyme fiel *negativ* aus:

Phosphoglucomutase. Einsatz von Glucose-1-Phosphat und TPN^+ ergab keine Reaktion. Kontrolle mit Hefemacerationssaft, in dem dieses Ferment sowie das Zwischenferment enthalten sind.

Es muß allerdings berücksichtigt werden, daß in dem stark phosphathaltigen Medium die Aktivität des Zwischenfermentes so gering ist (s. auch Tabelle 2), daß der Umsatz des gebildeten Glucose-6-Phosphates zu 6-Phosphogluconsäure limitierend ist und daher die Reaktion nicht erfaßt wurde. Dies scheint jedoch nicht der Fall zu sein, da DUNCAN, MANNERS und ROSS (1956) unter Zusatz von NaF, einem Inhibitor der Phosphoglucomutase, chromatographisch kein Glucose-1-Phosphat in *Cladophora rupetris* nachweisen konnten.

Carboxylase. Die Decarboxylierung der Brenztraubensäure wurde im kombinierten Test unter Zusatz einer kristallisierten Alkoholdehydrogenase getestet. Kontrolle mit Hefemacerationssaft.

Alkoholdehydrogenase. Testbedingungen unter Zusatz von Semicarbazid, welches den gebildeten Acetaldehyd abfängt. Kontrolle unter Zusatz von Hefemacerationssaft.

Negativ fiel auch der Test mit TPN^+ aus; dieses Ferment wurde von STAFFORT und VENNESLAND (1953) in Weizenkeimlingen nachgewiesen.

Milchsäuredehydrogenase. Testbedingungen nach BÜCHER und Mitarbeitern (s. BEISENHERZ u. a. 1953). Kontrolle mit kristallisiertem Ferment.

Glycerophosphatdehydrogenase. Testbedingungen nach BÜCHER und Mitarb. (s. BEISENHERZ u. a. 1953). Kontrolle mit kristallisiertem Ferment.

In der folgenden Zusammenstellung sind die Aktivitäten und die spezifischen Aktivitäten von den Fermenten wiedergegeben, die nach den vorliegenden Ergebnissen in *Ulva* enthalten sind.

Tabelle 2. *Aktivität und spezifische Aktivität von Glucose-6-Phosphatdehydrogenase, Aldolase, Triosephosphatdehydrogenase und Äpfelsäuredehydrogenase in Ulva lactuca*

Ferment	Aktivität	Spezifische Aktivität
Glucose-6-Phosphatdehydrogenase	$1{,}2 \times 10^1$	$0{,}83 \times 10^1$
Fructosediphosphataldolase	$0{,}45 \times 10^2$	$0{,}30 \times 10^2$
Triosephosphatdehydrogenase (DPN^+ und TPN^+)	51″	72″
Äpfelsäuredehydrogenase	$1{,}6 \times 10^3$	$1{,}10 \times 10^3$

Aus diesem Ergebnis ersieht man deutlich, daß, relativ zu den Enzymen des Glykolyseweges, die im oxydativen Teil des Kohlenhydratabbaues liegende Äpfelsäuredehydrogenase wesentlich aktiver ist.

Mit dieser Zusammenstellung sind jedoch nur Durchschnittswerte einer Reihe von Messungen wiedergegeben. Die Einzelwerte zeigen untereinander eine große Streubreite. Die spezifische Aktivität der Äpfelsäuredehydrogenase wurde beispielsweise von $0{,}99 \times 10^3$ bis zu $2{,}0 \times 10^3$ bestimmt. Es trat daher die Frage auf, inwieweit sich *Ulva* für physiologische Vergleichsversuche eignet.

Aus diesem Grunde wurden die Thalli von zwei Pflanzen halbiert und die Hälfte einer Pflanze mit der der anderen in einer Probe gemeinsam aufgearbeitet. Es wurden somit zwei Proben gewonnen, die aus gleichen Teilen beider Pflanzen zusammengesetzt waren. Diese mittels der Halbierungsmethode ausgetesteten Extrakte ergaben hinsichtlich der Enzymaktivität das in Tabelle 3 wiedergegebene Bild. Die vergleichbaren Extrakte sind mit „A" und „B" bezeichnet.

Dieser Versuch zeigt deutlich, daß die spezifischen Aktivitäten der Extrakte A und B eine befriedigende Konstanz aufweisen. Es ist daher möglich, die Aktivitätsteste in der angegebenen Weise bei *Ulva* für physiologische Versuche zu verwenden.

Tabelle 3. *Vergleiche von Aktivität und spezifischer Aktivität mittels der Halbierungsmethode*

	A	B
mg Protein/ml	2,28	2,11
Aktivität, Aldolase	$1{,}0 \times 10^2$	$1{,}0 \times 10^2$
Spezifische Aktivität, Aldolase	$0{,}44 \times 10^2$	$0{,}47 \times 10^2$
Aktivität, Triosephosphatdehydrogenase	30″	33″
Spezifische Aktivität, Triosephosphatdehydrogenase	69″	69″
Aktivität, Äpfelsäuredehydrogenase	$4{,}7 \times 10^3$	$4{,}0 \times 10^3$
Spezifische Aktivität, Äpfelsäuredehydrogenase	$2{,}06 \times 10^3$	$1{,}90 \times 10^3$

V. Diskussion

In vergleichenden Studien von Süßwasser- und Meeresalgen hat bereits WATANABE (1932, 1937) Unterschiede im Stoffwechsel beobachtet. Nach seinen Untersuchungen zeigt *Ulva* im Gegensatz zu *Chlorella* keine Glucoseatmung. Weiterhin hemmt bei *Ulva* ein KCN-Zusatz den Stoffumsatz in den Konzentrationen, bei denen für *Chlorella* eine Steigerung gemessen wird. Durch die gefundene Stimulierung des O_2-Verbrauches von *Ulva* durch bestimmte Aldehyde und — besonders stark — durch Fettsäuren mit einer C-Atomzahl von 8—10 C-Atomen konnte bereits der Schluß gezogen werden, daß in dieser Meeresalge ein vom normalen Kohlenhydratumsatz abweichender Intermediärstoffwechsel vorliegt.

In einer weiteren Untersuchung (WATANABE 1949) wurde mit der Thunberg-Methode eine relativ schnelle Entfärbung von Methylenblau durch Milchsäure, Äpfelsäure und Glutaminsäure gefunden; nach diesen Ergebnissen schienen die Milchsäuredehydrogenase, die Äpfelsäuredehydrogenase und die Glutaminsäuredehydrogenase vorzuliegen. Allgemein ließ sich aus den Ergebnissen dieses Autors ableiten, daß *Ulva* einen anderen Verlauf des anaeroben Glykoseweges zeigt, während der oxydative Teil des Kohlenhydratabbaues normal verläuft.

Diese Abweichung wird in der vorliegenden Arbeit dadurch genauer festgelegt, daß in *Ulva* keine Alkoholdehydrogenase und auch keine Milchsäuredehydrogenase nachgewiesen werden konnte. Die von WATANABE gemessene Methylenblauentfärbung durch Milchsäure als Substrat muß daher auf anderen Reaktionswegen erfolgen als über die Milchsäuredehydrogenase. Dafür spricht schon die Tatsache, daß das Gleichgewicht der enzymatisch katalysierten Reaktion

$$\text{Brenztraubensäure} + \text{DPNH} + \text{H}^+ \rightleftharpoons \text{Milchsäure} + \text{DPN}^+$$

stark auf seiten der Milchsäure liegt, so daß eine Rückreaktion ausgeschlossen werden kann.

Hinsichtlich der ersten Stufen des Kohlenhydratabbaues werden nach den hier vorgelegten Ergebnissen in *Ulva lactuca* die bekannten

fermentativen Umsetzungen durchgeführt. Ausgehend vom Glucose-6-Phosphat erfolgt die Spaltung sowohl über Fructose-diphosphat-Aldolase und Triosephosphatdehydrogenase wie auch über das Zwischenferment und damit wahrscheinlich den Pentosecyclus. Es mag dahingestellt bleiben, ob diese Stufen lediglich im Photosynthesecyclus von CALVIN (1956) liegen, da auch die TPN^+-abhängige Triosephosphat-Dehydrogenase vorliegt, welche nach HAGEMAN und ARNON (1955) nur in photosynthetisierenden Geweben aktiv ist. Da jedoch die bekannte, mit DPN^+ reagierende Triosephosphat-Dehydrogenase nachgewiesen wurde, scheinen auch Atmungsprozesse abzulaufen. Diesem Ferment messen SCOTT und HAYWOOD (1954, 1955) nach Versuchen unter Zusatz von Jodacetat und Arsenat eine wesentliche Bedeutung für den aktiven Kaliumtransport in *Ulva lactuca* zu. Weiterhin konnten BEAN und HASSID (1955) in der marinen Rotalge *Iridophycus flaccidum* als erstes stabiles Photosyntheseprodukt 3-Phosphoglycerinsäure nachweisen; daneben treten ferner Sedoheptulosephosphat, Fructosemonophosphat, Glucosemonophosphat, Uridindiphosphoglucose und Uridindiphosphogalactose auf. Als Speicherprodukt wurde α-D-Galactosyl-2-Glycerin erfaßt. Mit diesem Ergebnis ist bereits der erste direkte Nachweis für einen anderen Verlauf des Syntheseweges der Kohlenhydrate in einer Meeresalge erbracht worden. Damit wird aber auch eine Erklärung für die geringen Konzentrationen an Monosacchariden in Meeresalgen gegeben. Die gleichen Autoren (1956) fanden ein besonderes Ferment, das die nicht-phosphorylierte Glucose und Galactose zu Gluconsäure bzw. Galactonsäure umsetzt; in geringerem Maße werden auch Lactose, Maltose und Cellobiose oxydiert. Es fehlen jedoch Hinweise dafür, wie der Einbau dieser Säuren in den Abbauweg der Zucker erfolgt.

All diese Ergebnisse lassen es reizvoll erscheinen, dem noch unbekannten intermediären Kohlenhydratstoffwechsel der Meeresalgen nachzugehen und die Funktion der in dieser Mitteilung beschriebenen Fermente aufzudecken. Die mit markiertem $C^{14}O_2$ durchgeführten Versuche von BEAN und HASSID (1955) scheinen auf Grund der nachgewiesenen Verbindungen dafür zu sprechen, daß die hier bestimmten Fermente einen wesentlichen Anteil am Photosynthesegeschehen haben.

Zusammenfassung

1. Zur Aktivitätsbestimmung von Enzymen des Kohlenhydratstoffwechsels wurden durch verschiedene Aufschlußverfahren zellfreie Extrakte von *Ulva lactuca* hergestellt.

2. Spektrophotometrisch wurden folgende Enzyme in *Ulva lactuca* nachgewiesen: Glucose-6-Phosphatdehydrogenase, Fructosediphosphat-

Aldolase, Triosephosphatdehydrogenase (DPN^+- und TPN^+-aktiv) und Äpfelsäuredehydrogenase.

3. Folgende Enzyme konnten *nicht* nachgewiesen werden: Phosphoglucomutase, Glycerophosphatdehydrogenase, Carboxylase, Alkoholdehydrogenase und Milchsäuredehydrogenase.

4. Die Ergebnisse werden hinsichtlich des Reaktionsmechanismus des Kohlenhydratstoffwechsels in *Ulva lactuca* diskutiert.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die großzügige Unterstützung gedankt. Die Arbeiten wurden im Rahmen eines Stipendiums mit einer Sachbeihilfe (Photometer „Eppendorf") der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Für wertvolle Hinweise danke ich Herrn Privatdozent Dr. H. Holzer vom Physiologisch-chemischen Institut der Universität Hamburg.

Literatur

Arnon, D. I.: Glyceraldehyde phosphate dehydrogenase of green plants. Science (Lancaster, Pa.) **116**, 635 (1952). — Arnon, D. I., L. L. Rosenberg and F. R. Whatley: A new glyceraldehydephosphate dehydrogenase from photosynthetic tissues. Nature (Lond.) **173**, 1132 (1954). — Axelrod, B., R. S. Bandurski, C. M. Greiner and R. Jang: The metabolism of hexose and pentose phosphates in higher plants. J. of Biol. Chem. **202**, 619 (1953). — Bean, R. C., and W. Z. Hassid: Assimilation of $C^{14}O_2$ by a photosynthesing red alga, Iridophycus flaccidum. J. of Biol. Chem. **212**, 411 (1955). — Carbohydrate oxidase from a red alga, Iridophycus flaccidum. J. of Biol. Chem. **218**, 425 (1956). — Beisenherz, G., H. J. Boltze, Th. Bücher, R. Czok, K. H. Garbade, E. Meyer-Arendt u. G. Pfleiderer: Diphosphofructo-Aldolase, Phosphoglyceraldehyd-Dehydrogenase und Pyruvat-Kinase aus Kaninchenmuskulatur in einem Arbeitsgang. Z. Naturforsch. **8b**, 555 (1953). — Calvin, M.: Der Photosynthesecyclus. Angew. Chem. **68**, 253 (1956). — Duncan, W. A. M., D. I. Manners and A. G. Ross: Enzyme systems in marine algae. The carbohydrate activities of unfractionated extracts of Cladophora rupestris, Laminaria digitata, Rhodymenia palmata and Ulva lactuca. Biochemic. J. **63**, 44 (1956). — Gibbs, M.: Triosephosphate-dehydrogenase and glucose-6-phosphate dehydrogenase in the pea plant. Nature (Lond.) **170**, 164 (1952). — Gibbs, M., and B. L. Horecker: The mechanism of pentose phosphate conversion to hexose monophosphate. J. of Biol. Chem. **208**, 813 (1954). — The respiration of pea plant. Oxydation of hexose-phosphate by cell-free extracts of pea leaves. Plant Physiol. **29**, 34 (1954). — Hageman, R. H., and ED. I. Arnon: The isolation of triosephosphate dehydrogenase from pea seeds. Arch. of Biochem. a. Biophysics **55**, 162 (1955). — Changes in glyceraldehyde phosphate dehydrogenase during the life cycle of a green plant. Arch. of Biochem. a. Biophysics **57**, 421 (1955). — Holzer, H., u. E. Holzer: Enzyme des Kohlenhydratstoffwechsels in Chlorella. Chem. Ber. **85**, 655 (1952). — Zum Reaktionsmechanismus der Triosephosphatdehydrierung. Z. physiol. Chem. **291**, 67 (1952). — Jacobi, G.: Untersuchungen über den Stickstoff-Haushalt mariner Braun- und Grünalgen. Diss. Kiel 1953. — Kornberg, A., and B. L. Horecker: Glucose-6-phosphate dehydrogenase. In: Methods in Enzymology, Bd. I, S. 323. New York: Academic Press 1955. — Meyerhof, O.: Sur l'isolement de l'acide 3-glyceroaldéhyde phosphorique biologique au cours de la dégradation enzymatique de l'acide hexose diphosphorique. Bull. Soc. chim. biol. Paris **20**, 1033 (1938). — Racker, E.: Crystalline alcohol dehydrogenase

from baker's yeast. J. of Biol. Chem. **184**, 313 (1950). — Rosenberg, L. L., and D. I. Arnon: The preparation and properties of a new glyceraldehyde dehydrogenase from photosynthetic tissues. J. of Biol. Chem. **217**, 361 (1955). — Scott, G. T., and H. R. Haywood: Evidence for the presence of separate mechanisms regulating potassium and sodium distribution in Ulva lactuca. J. Gen. Physiol. **37**, 601 (1954). — Sodium and potassium regulation in Ulva lactuca and Valonia macrophysa. Electrolytes in Biol. Systems, 35 (1955). — Staffort, H. A., and B. Vennesland: Alcohol dehydrogenase of wheat germ. Arch. of Biochem. and Biophysics **44**, 404 (1953). — Warburg, O., u. W. Christian: Über Aktivierung der Robisonschen Hexose-Mono-Phosphorsäure in roten Blutzellen und die Gewinnung aktivierender Fermentlösungen. Biochem. Z. **242**, 206 (1931). — Pyridin, der wasserstoffübertragende Bestandteil von Gärungsfermenten. (Pyridin-Nucleotide.) Biochem. Z. **287**, 291 (1936). — Watanabe, A.: Über die Beeinflussung der Atmung von einigen grünen Algen durch Kaliumcyanid und Methylenblau. I. Acta phytochim. (Tokyo) **6**, 315 (1932). — Untersuchungen über die Substrate der Sauerstoffatmung von Süßwasser- und Meeresalgen. II. Acta phytochim. (Tokyo) **9**, 235 (1937). — Über die Dehydrasen von Meeresalgen. IV. Acta phytochim. (Tokyo) **15**, 129 (1949).

Dr. Günter Jacobi, Kiel, Hohenbergstr. 2,
Institut für Meereskunde der Universität

Planta, Bd. 49, S. 11—32 (1957)

Aus dem Institut für Gartenbau Dresden-Pillnitz der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DER PHOTOPERIODISCHEN ANGEPASSTHEIT DER PFLANZEN UND DER GEOGRAPHISCHEN BREITE IHRER HEIMAT

Von

W. JUNGES

Mit 18 Textabbildungen

(Eingegangen am 18. Dezember 1956)

I. Problematik und Problemstellung

„Die Kurztagpflanzen stammen zumeist aus der tropischen und subtropischen Region, also aus Gebieten, in denen auch der natürliche Tag kurz ist, die Langtagpflanzen dagegen sind vorwiegend in den gemäßigten und polaren Regionen beheimatet" (BÜNNING 1953, S. 451). Diese Feststellung bezieht sich zunächst auf die *Häufigkeit* der beiden hauptsächlichen photoperiodischen Klassen in verschiedenen geographischen Breiten, sagt aber nichts über den *Grad der photoperiodischen Angepaßtheit* und dessen eventuellen Zusammenhang mit der geographischen Breite aus.

Eine Pflanze muß als um so strenger photoperiodisch angepaßt gelten, je unabdingbarer ihr Entwicklungsablauf an bestimmte photoperiodische Voraussetzungen gebunden ist. Je ausgeprägter die photoperiodische Angepaßtheit, desto eindeutiger und stärker wird die Pflanze auf photoperiodische Behandlungen ansprechen und mit desto größerer Sicherheit wird sich auch aus den Untersuchungen verschiedener Autoren an der gleichen Pflanze immer wieder die gleiche photoperiodische Klassenzuordnung ergeben.

Für Fragen der Naturalisation (im Sinne v. REGELS, 1944) und des praktischen Pflanzenbaues sowie auch der Züchtung ist der Grad der photoperiodischen Angepaßtheit nicht weniger entscheidend als die Kenntnis der photoperiodischen Klasse selbst — abgesehen davon, daß auch die Klassenzuordnung bei weitem nicht immer eindeutig ist. Es sind vielmehr „sehr häufig innerhalb einer Art alle Abstufungen von extrem tageslängenabhängigen bis zu tagneutralen Formen zu finden, so daß es nur selten möglich ist, eine gegebene Art der einen oder anderen photoperiodischen Klasse en bloc zuzuschreiben" (MELCHERS und LANG 1948, S. 120).

Dem wäre nach unseren Erfahrungen nur noch hinzuzufügen, daß sogar die gleiche Sorte einer Kulturpflanze von Fall zu Fall photoperiodisch verschieden zu reagieren scheint. Zum mindesten nimmt in zahlreichen Fällen die Unsicherheit der photoperiodischen Zuordnung mit der Zahl der Untersuchungen zu.

Während nach den ersten Arbeiten von GARNER und ALLARD (1920) oder nach den von SCHICK (1932) oder von ADLER (1940) aufgestellten Pflanzenlisten eine relativ eindeutige photoperiodische Charakterisierung der Pflanzenarten möglich schien, tritt in den tabellarischen Zusammenstellungen von SAMYGIN (1946), in denen annähernd die gesamte einschlägige Weltliteratur zusammengefaßt ist, klar zutage, daß die Unsicherheit der photoperiodischen Zuordnung nicht die Ausnahme, sondern die Regel ist. Die gleichen Pflanzenarten werden von verschiedenen Autoren nicht nur einerseits als Kurztagpflanzen bzw. Langtagpflanzen und andererseits als tagneutral, sondern von einem Autor als Kurztagpflanzen, vom anderen als Langtagpflanzen befunden. Die Ursache für die verschiedene Reaktionsweise dürfte in der Verschiedenheit der

Tabelle 1. *Die photoperiodische Reaktion von 14 Zierpflanzenarten, die nach*

Abb. Nr.	Artzugehörigkeit der Versuchspflanzen	Heimat bzw. natürliches Vorkommen der Pflanzen		
		geographisch		klimatologisch
		Heimatgebiet	mittl. geogr. Breite	Klimatypus n. KÖPPEN (1931)
a	b	c	d	e
1	*Begonia semperflorens* LINK et OTTO („Weiße Gruppenkönigin")	auf Tropen beschränkt	5°	A
2	*Fuchsia speciosa* HORT.	Mexiko, Peru, Mittelamerika	10°	A
3	*Salvia splendens* KER-GAWL. („Johannisfeuer")	Regenwälder Brasiliens	5°	A
4	*Senecio cruentus* DC. („Erfurter Zwerg Matador")	Kanarische Inseln	30°	BS
5	*Freesia hybrida* HORT.	Südafrika	30°	Cs
6	*Delphinium ajacis* L. *var. hyacinthiflorum* HORT.	Mittelmeergebiet	40°	Cs
7	*Matthiola incana* R. BR. („Nizzaer Winter-Riesen")	Mittelmeergebiet	40°	Cs
8	*Matthiola incana* R. BR. *var. annua* HORT. („Allgefüllte frühe Niedrige")	Mittelmeergebiet	40°	Cs
9	*Lathyrus odoratus* L. („Spencer-Wicken")	Mittelmeer (Sizilien)	40°	Cs
10	*Schizanthus pinnatus* RUIZ et PAV.	Chile	45°	Cf
11	*Papaver nudicaule* L.	Island	65°	E
12	*Primula veris* L. em. HUDS.	Europa bis Asien	55°	Cf
13	*Primula obconica* HANCE *var. grandiflora* HORT.	Osttibet	30°	Dw
14	*Primula* × *kewensis* W. WATS.	Westhimalaja bzw. Südarabien	25°	BW

Versuchskonstellationen der verschiedenen Autoren liegen. Da aber die Untersuchungen unter verschiedenen geographischen Breiten, zu verschiedenen Jahreszeiten, im Freiland oder unter Glas, mit künstlicher Verdunklung oder künstlicher Belichtung, bei verschiedener Beleuchtungsstärke, an Pflanzen verschiedenen Alters usw. durchgeführt wurden, so sind die Ergebnisse verschiedener Autoren nur bedingt miteinander vergleichbar.

Im folgenden wird an Hand von Jarowisationsreihen von Zierpflanzen, die ihre Heimat in geographisch sehr verschiedenen Gebieten der Erde haben und die nebeneinander im Kurztag und im Langtag kultiviert wurden, versucht, den Grad der photoperiodischen Angepaßtheit exakt zu erfassen und in Beziehung zur geographischen Breite des Heimatgebietes zu setzen.

II. Methodik

Die 14 in Tabelle 1 aufgeführten Zierpflanzenarten (Gartensorten bzw. Sortengemische) wurden als Samen bei + 3° C (+ 2° bis + 4°) *Samenjarowisation im Kurz- bzw. Langtag kultiviert wurden.* Näheres im Text

Blühbeginn der Trockenaussaat im Kurztag (n-ter Tag nach der Aussaat)	Bewertung des photoperiodischen Charakters				
	Grundcharakter *G*	Adaptationsindex *A*	*P*-Wert (%) der Differenz des Blühbeginns	Mittleres Ausmaß des photoperiodischen Effektes (*E* in %)	Schlußcharakteristik *S*
f	g	h	i	k	l
♂225 ♀238	K	−0,59	> 5	− 1,0	K_1
228	K	−0,33	> 5	− 2,6	K_1
174	K	−1,00	2,40	− 5,5	K_2
180	K	−1,00	< 0,1	− 25,7	K_5
455	K	−1,00	< 0,1	− 38,2	K_5
201	K	−0,17	> 5	− 2,2	K_1
195	K	−1,00	0,21	− 5,0	K_1
189	K	−0,67	1,27	− 4,0	K_3
200	L	+1,00	< 0,1	+ 18,5	L_5
134	L	+1,00	< 0,1	+ 5,2	L_4
229	L	+0,14	> 5	+ 0,1	L_1
221	K	−1,00	1,70	− 12,3	K_3
213	K	−1,00	0,18	− 4,9	K_3
274	K	−1,00	> 5	− 3,4	K_2

jarowisiert. Der Jarowisation ging eine 24stündige Anquellung in Leitungswasser bei Zimmertemperatur voraus. Die Jarowisationsvarianten waren so angesetzt worden, daß am 16. Oktober 1952 je eine Jarowisationsreihe mit 0-, 7-, 14-, 28- und 42tägiger Jarowisation im Kurztag und im Langtag ausgesät werden konnte. Als Kontrolle wurde außer der Ankeimungsvariante (Jarowisationsvariante Null) je eine Trockenaussaat (t') angelegt.

Der Langtag wurde durch Belichtung mittels HNT-Röhren des VEB R-F-T, Berliner Glühlampen-Werk, erzielt, deren spektrale Energieverteilung annähernd der des diffusen Tageslichtes entspricht. Die Belichtung wurde vor Beginn des natürlichen Tages gegeben und ergänzte die natürliche Tageslänge zwischen Oktober und Mitte März auf 14 bis 18 Std. Die Beleuchtungsstärke war so bemessen, daß einerseits ein photoperiodischer Effekt und andererseits keine Photosynthese größeren Ausmaßes zu erwarten war. Da das mit etwa 220 Lux belichtete Mittelbeet des photoperiodischen Gewächshauses zeitweise nicht für alle Kulturen ausreichte, mußte wechselweise ein Teil von ihnen vorübergehend auf den nur mit etwa 60 Lux belichteten Seitenstellagen untergebracht werden. Nähere Angaben über die Einrichtung des photoperiodischen Hauses finden sich an anderer Stelle (Junges 1955). Die Kulturmaßnahmen wurden, soweit es die Vielfalt der Kulturen irgend erlaubte, nach den Regeln der gärtnerischen Praxis durchgeführt.

Jede Versuchsvariante war im allgemeinen durch 10 Töpfe mit je 1 Pflanze vertreten. Die Pflanzen wurden einzeln bonitiert.

III. Einzelbefunde

Von den zahlreichen Bonituren soll hier nur der Blühbeginn berücksichtigt werden. Als „Blühbeginn" wurde im allgemeinen, ab Aussaat gerechnet, der Tag der ersten offenen Blüte einer jeden Pflanze, bei *Fuchsia*, *Delphinium*, *Matthiola* und *Papaver* der Tag des „Farbezeigens" der Blüten registriert. Aus den Blühbeginn-Bonituren jeder Versuchsvariante wurde das arithmetische Mittel gebildet und auf die Entwicklungsdauer der Trockenaussaat (t') von Aussaat bis Blühbeginn im Kurztag ($t'_K = 100$) bezogen. Eine auf diesen Wert bezogene prozentuale Blühverfrühung kommt in den Diagrammen Abb. 1—14 als positiver, eine Blühverzögerung als negativer y-Wert zum Ausdruck. Der Tag des Blühbeginns von t'_K selbst ist in Tabelle 1, Spalte f, angegeben. Auf der rechten Seite der Diagramme sind die Ordinatenwerte in jeweils absolutem Maßstab, d. h. in Tagen verzeichnet. Alle Diagramme haben hinsichtlich Jarowisationsdauer und relativem Blühbeginn den gleichen Maßstab. Die Kurven der hier nicht wiedergegebenen Blütenzahlen je Pflanze sind denen des Blühbeginns in der Regel weitgehend positiv proportional.

Tabelle 1 enthält weiterhin Angaben über die geographische und klimatologische Heimat der Pflanzenarten (vgl. Spalte c, d und e). Die geographischen Angaben wurden aus HEGI (o. J.) und aus GRUNERT (1952) entnommen. Das Heimatklima konnte meist nur sehr grob charakterisiert, zum Teil nur geschätzt werden, da die Angaben über die Herkunft unserer Kulturpflanzen oft sehr unsicher und allgemein gehalten sind oder doch keine detaillierten klimatologischen Angaben erlauben. Die Klimaformeln beziehen sich auf das System der Klimate nach KÖPPEN (1931); für die klimatologische Zuordnung der Heimatgebiete wurden Karten aus SCHIMPER—v. FABER (1935) und aus SYDOW-WAGNER (1944) herangezogen.

Die Symbole der Klimaformeln bedeuten im einzelnen:

A = Mittel des kältesten Monats über + 18° C, B = Regenmenge unter der Trockenheitsgrenze, C = kältester Monat zwischen + 18° und — 3° C, D = kältester Monat unter — 3° C, E = wärmster Monat unter + 10° C, F = wärmster Monat unter 0° C, S = Steppenklima, W = Wüstenklima, f = beständig feucht, s = trockenste Zeit im Sommer, w = trockenste Zeit im Winter.

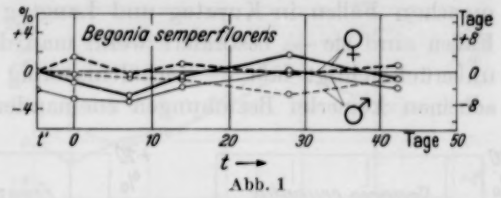

Abb. 1

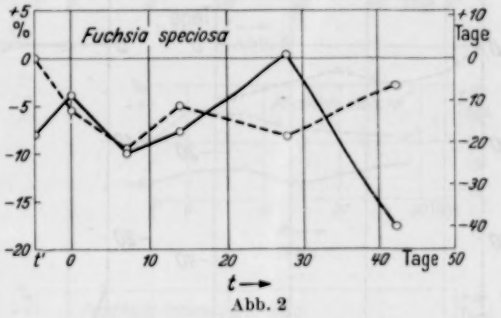

Abb. 2

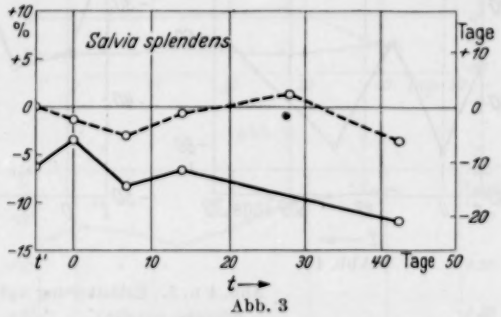

Abb. 3

Abb. 1—3. Einfluß von Jarowisation und anschließender photoperiodischer Behandlung auf den Blühbeginn von verschiedenen Zierpflanzen (vgl. Tabelle 1). x Jarowisationsdauer in Tagen. y Verfrühung (+) bzw. Verzögerung (—) des Blühens gegenüber der im Kurztag kultivierten Trockenaussaat. Linke y-Skala: relative Blühverfrühung bzw. -verzögerung, bezogen auf die Entwicklungsdauer von Aussaat bis Blühbeginn bei der im Kurztag kultivierten Trockenaussaat $t' = 100\,\%$. Rechte y-Skala: absolute Blühverfrühung bzw. -verzögerung in Tagen. —— Im Langtag; ---- im Kurztag

Die unterschiedliche Wirkung der Jarowisation im Kurztag und im Langtag läßt sich in keine allgemeine Regel fassen. HARDER und v. DENFFER (1937) haben schon unter den Langtagpflanzen sowohl solche gefunden, die im Langtag, als auch solche, die im Kurztag den größeren relativen Jarowisationseffekt zeigten. Das vorliegende Material gibt

einen weiteren Einblick in die Mannigfaltigkeit des Zusammenwirkens von Jarowisation und Photoperiodik. Die Blühbeginnkurven laufen in manchen Fällen in Kurztag und Langtag nahezu parallel, in anderen Fällen sind sie — besonders wenn man die Ankeimungsvariante Null unberücksichtigt läßt — verhältnismäßig streng gegenläufig, oder sie scheinen keinerlei Beziehungen zueinander zu haben.

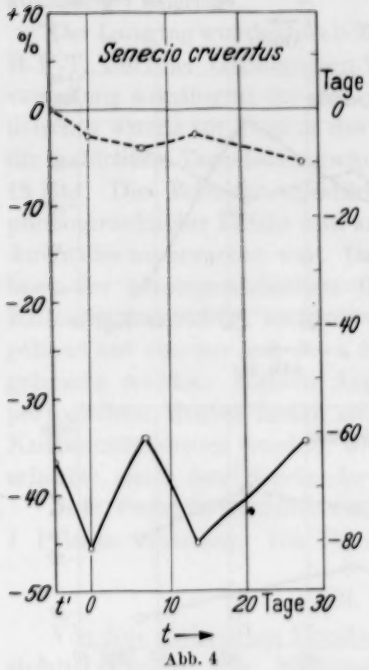

Abb. 4

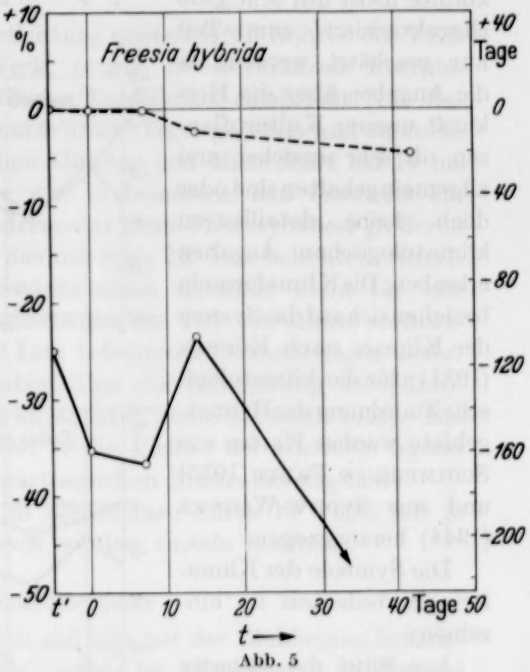

Abb. 5

Abb. 4 u. 5. Erläuterung vgl. Abb. 1—3

Die technische Jarowisation wirkt nur in wenigen Fällen eindeutig positiv, so bei *Lathyrus* und bei *Delphinium*. Bei *Lathyrus* besteht im Langtag eine positive Korrelation zwischen Jarowisationsdauer und Blühverfrühung mit $r = + 0{,}88$ bei einem Zufallshöchstwert von 0,87 für $P = 1\,\%$. Die Auswirkungen von Jarowisation und Photoperiodik bei *Lathyrus odoratus* ist an anderer Stelle in praktisch-ertragsmäßiger Hinsicht wie auch im Hinblick auf die Frage des Jarowisations-„Bedürfnisses" ausführlich erörtert worden (Junges 1955).

Den deutlichsten positiven Effekt bringt die Jarowisation bei *Delphinium*. Hier korrelieren Jarowisationsdauer und Blühverfrühung, unabhängig von der Photoperiodik, mit $r = + 0{,}82$ bei einem Zufallshöchstwert von 0,71 für $P = 1\,\%$. Allerdings wird die bei *Delphinium ajacis* bekannte Verbänderung der Sprosse (vgl. Hegi) mit zunehmender

Jarowisationsdauer immer häufiger und stärker. Bei 42 Jarowisationstagen waren sämtliche Pflanzen im höchsten Grade verbändert und boten einen in gärtnerischer Hinsicht äußerst unerfreulichen Anblick.

Zieht man das Heimatklima der Pflanzen in Betracht, so muß auffallen, daß die Vertreter der A-Klimate durch die niedrige Jarowisationstemperatur kaum jemals insultiert werden. Auf der anderen Seite erfährt aber auch der Islandmohn, von dem man auf Grund seiner Herkunft aus einem E-Klima annehmen sollte, daß er für mikrotherme Jarowisation besonders dankbar wäre, durch die Jarowisation keine Förderung. Diese auffälligen Erscheinungen werden weiter unten eine Erklärung finden.

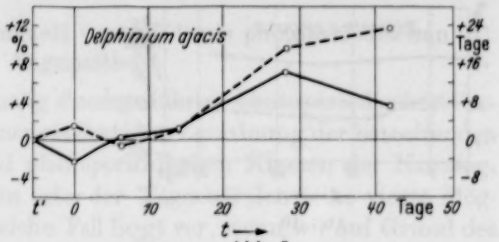

Abb. 6

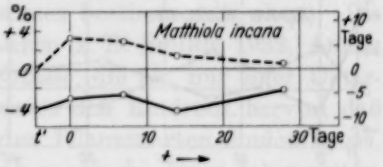

Abb. 7

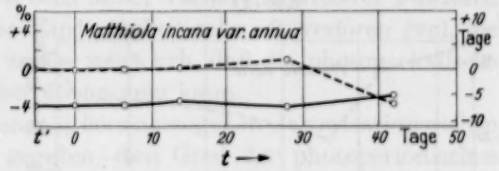

Abb. 8

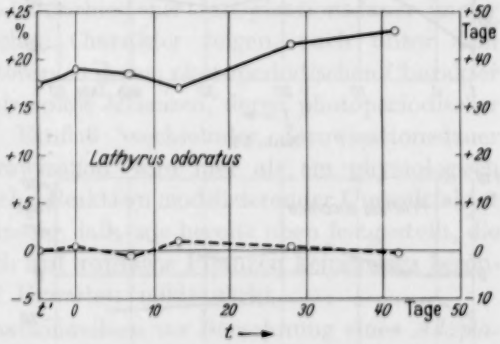

Abb. 9

Abb. 6—9. Erläuterung vgl. Abb. 1—3

Versucht man, die Pflanzen in Kurztagpflanzen und Langtagpflanzen (und eventuell Tagneutrale) zu klassifizieren, so wäre dies auf Grund der Trockenaussaaten oder der Ankeimungsvariante 0 oder irgendeiner isolierten Jarowisationsvariante ohne weiteres eindeutig möglich. Das Vorliegen von Jarowisationsreihen kann aber die Entscheidung ungemein erschweren, wenn sich die Jarowisationskurven ein oder mehrere Male überschneiden. Nimmt man vorläufig die photoperiodische Reaktion der Trockenaussaat als für die photoperiodische Klassifizierung und Namengebung entscheidend an, so ergibt sich der in Tabelle 1, Spalte g, eingetragene „photoperiodische Grundcharakter" G.

Aus den Diagrammen ist aber zu entnehmen, daß sowohl der zeitliche Abstand des Blühbeginns in Kurztag und Langtag sehr verschieden groß, als auch die durch die Jarowisation hervorgerufene Modifizierung des photoperiodischen Verhaltens sehr verschieden stark sein kann. Greifen wir wiederum die drei Vertreter der A-Klimate (*Begonia*, *Fuchsia* und *Salvia*) zugleich als Vertreter niederer geographischer Breiten heraus, so sind dies in keiner Weise besonders ausgeprägte Kurztagpflanzen, wie andererseits auch der Langtag-Charakter des Islandmohnes wesentlich schwächer als der der beiden anderen Langtagpflanzen (*Lathyrus* und *Schizanthus*) ist.

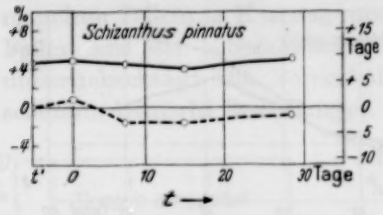

Abb. 10

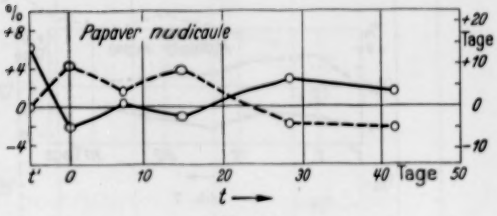

Abb. 11

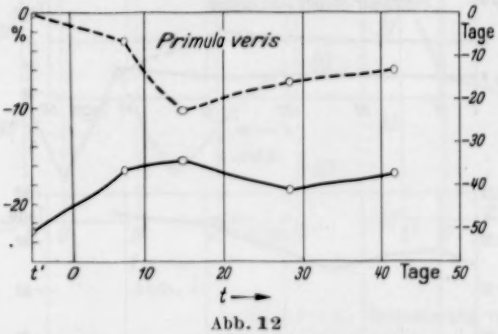

Abb. 12

Es kann hieraus vermutet werden, daß die photoperiodische Reaktionsfähigkeit oder Angepaßtheit bei Pflanzen mittlerer geographischer Breiten stärker ausgeprägt ist als bei solchen höherer oder niederer Breiten; für eine endgültige Beurteilung reicht aber dieser erste, subjektive, durch die Diagramme hervorgerufene Eindruck nicht aus. Um diese Frage exakt

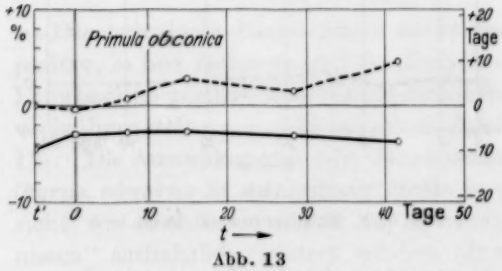

Abb. 13

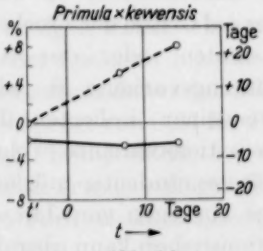

Abb. 14

Abb. 10—14. Erläuterung vgl. Abb. 1—3

nachprüfen zu können, bedarf es zunächst einer genaueren Erfassung der graduell verschiedenen photoperiodischen Angepaßtheit.

IV. Die Erfassung der graduell verschiedenen photoperiodischen Angepaßtheit

Ein nicht-komplexer einmalig durchgeführter photoperiodischer Versuch führt zwangsläufig zu einer eindeutigen Zuordnung der betreffenden Pflanzenart zu einer der drei photoperiodischen Klassen der Kurztagpflanzen, der Langtagpflanzen oder der Tagneutralen; eine vierte Möglichkeit gibt es nicht. Der gleiche Fall liegt vor, wenn wir auf Grund des Verhaltens der Trockenaussaaten unserer Jarowisationsreihen den *photoperiodischen Grundcharakter G* der Pflanzen bestimmen (s. oben). Die früheren Listen photoperiodischer Pflanzen (z. B. Schick 1932, Adler 1940) enthielten im wesentlichen Ergebnisse, die auf nur einer Untersuchung beruhten und riefen infolgedessen den Eindruck hervor, daß die photoperiodische Reaktionsweise der Pflanzenarten eindeutig sei. Sobald aber der photoperiodische Versuch zu verschiedenen Jahreszeiten, unter verschiedenen Klimaten oder unter Variierung weiterer Faktoren durchgeführt wird, geht diese Eindeutigkeit sehr oft verloren (vgl. die Tabellen in Samygin 1946), und es zeigt sich, daß die photoperiodische Angepaßtheit sehr verschieden streng sein kann.

In den in Kurztag und Langtag herangezogenen Jarowisationsreihen ist bereits eine Möglichkeit gegeben, den Grad der photoperiodischen Angepaßtheit exakter zu erfassen. Hierbei liegt die Annahme zugrunde, daß Pflanzen, die bei verschiedener Jarowisationsdauer immer den gleichen photoperiodischen Charakter zeigen, auch unter dem Wechsel anderer Umweltfaktoren an ihrem photoperiodischen Charakter strenger festhalten werden als solche Pflanzen, deren photoperiodischer Charakter sich unter dem Einfluß wechselnder Jarowisationsdauer ändert. Die technische Jarowisation wird hier als ein physiologisch wirkender, die photoperiodische Reaktion modifizierender Umweltfaktor aufgefaßt. Dabei ist sehr günstig, daß, wie bereits oben festgestellt, die Jarowisation bei + 3° C auch auf tropische Pflanzen keineswegs besonders störend, sondern wider Erwarten milde wirkt.

Wir benutzen die Jarowisationsreihen zur Berechnung eines *Adaptations- oder Angepaßtheits-Indexes*" $A = \frac{K + L + N}{n}$, wobei K die Zahl der Fälle angibt, in denen die Pflanze innerhalb der Jarowisationsreihe (einschließlich t und 0) als Kurztagpflanze, L in denen sie als Langtagpflanze und N in denen sie tagneutral reagiert; n gibt die Anzahl der Glieder der Jarowisationsreihe an.

Die Jarowisationsreihe wird auf diese Weise gewissermaßen in eine ihrer Gliederzahl entsprechende Anzahl von nicht-komplexen, rein

photoperiodischen Einzelversuchen aufgelöst, deren jeder eine eindeutige photoperiodische Charakterisierung erlaubt. Aus der arithmetischen Mittelung dieser Einzelcharakteristiken ergibt sich dann der Adaptationsindex A (A-Index).

Setzt man die Zahl der Kurztags-Befunde mit negativem, die der Langtags-Befunde mit positivem Vorzeichen und Fälle von Tagneutralität mit 0 in die Formel ein, so ergeben sich für A Werte zwischen —1,00 (= reine Kurztag-Reaktion) und + 1,00 (= reine Langtag-Reaktion innerhalb der Jarowisationsreihe). Die auf diese Weise ermittelten A-Indizes unserer Versuchspflanzen sind in Tabelle 1, Spalte h, aufgeführt.

Wenn auch bei der Berechnung des A-Index weder die absoluten Differenzen zwischen Kurztags- und Langtags-Effekt, noch die Streuung innerhalb der Jarowisationsreihen berücksichtigt werden, so orientiert der A-Index doch sehr gut über den Grad der photoperiodischen Angepaßtheit auch in solchen Fällen, in denen Differenz und Streuung nicht berechnet werden können. Letzteres gilt vor allem für die Zusammenfassung von Ergebnissen verschiedener Autoren über die gleiche Pflanze. An die Stelle der Einzelcharakteristiken innerhalb der Jarowisationsreihe (K, L und N in der Formel des A-Index) treten dann die von den verschiedenen Autoren erhobenen Einzelbefunde (Kurztagpflanze, Langtagpflanze oder Tagneutralität). Weiter unten wird von dieser Möglichkeit Gebrauch gemacht werden.

In den Jarowisationsreihen jedenfalls ist die Berechnung der *statistischen Signifikanz des Unterschiedes* zwischen dem Blühbeginn in Kurztag und Langtag ohne weiteres möglich. In Tabelle 1, Spalte i, sind die entsprechenden P-Werte (%) der Differenzen angegeben.

Auf Grund des einheitlichen Maßstabes der Diagramme (Abb. 1—14) — prozentuale Blühverfrühung bzw. -verspätung — läßt sich auch das mittlere *Ausmaß E des photoperiodischen Effektes* bei der photoperiodischen Charakterisierung berücksichtigen. Dieses ist in Tabelle 1, Spalte k, berechnet als $E = \frac{(K\% - L\%)}{n}$ mit den aus den Diagrammen ersichtlichen Vorzeichen; n bedeutet wieder die Gliederzahl der Jarowisationsreihe.

Um zu einer *abschließenden Charakteristik* der photoperiodischen Reaktionsweise unter besonderer Betonung des Grades der photoperiodischen Angepaßtheit zu gelangen, wurden nebeneinander der Grundcharakter G, der Adaptationsindex A, der P-Wert und das Ausmaß des photoperiodischen Effektes (E) zu einer Punktwertung verwendet. Und zwar erhält jede Pflanzenart zugleich mit ihrem Grundcharakter (K oder L) zunächst 1 Punkt (G'). Soweit der A-Index 1,00 beträgt, d. h. soweit in der gesamten Jarowisationsreihe einheitliche photoperiodische

Reaktion vorliegt, kommt ein weiterer Punkt (A') hinzu. Ist $P < 0{,}1\%$, so sind noch 2 Punkte, ist $1{,}0\% > P > 0{,}1\%$, so ist nur 1 weiterer Punkt hinzuzufügen (P'). Für das Ausmaß des photoperiodischen Effektes wird schließlich ein (letzter) Punkt (E') addiert, wenn die mittlere Differenz des Blühbeginns zwischen Kurztag und Langtag mehr als 10% beträgt.

Die *Schluß- oder Sammelcharakteristik S* ergibt sich aus der Addition der nach diesem Modus zugeteilten Einzelpunkte als $S = G' + A' + P' + E'$. Der Index der Schlußcharakteristik ist stets ganzzahlig und kann maximal 5 betragen. Die Schlußcharakteristiken unserer Versuchspflanzen sind in Tabelle 1, Spalte 1, enthalten.

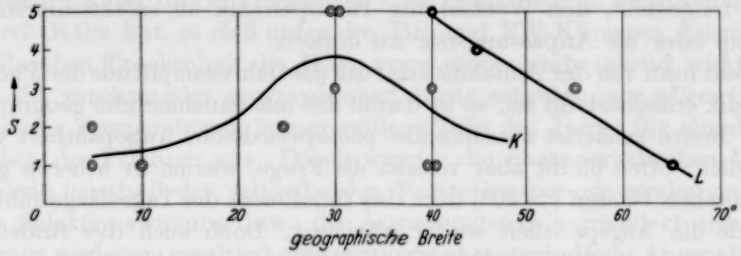

Abb. 15. Beziehungen zwischen der photoperiodischen Angepaßtheit von 14 Zierpflanzenarten und der geographischen Breite ihrer Heimat. Vgl. photoperiodische Schlußcharakteristik S in Tabelle 1, Spalte 1. ◎ K Kurztagpflanzen; ● L Langtagpflanzen

Trägt man diese S-Werte in ein Koordinatennetz mit der mittleren geographischen Breite des Heimatgebietes als Abszisse und dem S-Wert als Ordinate ein, so ergibt sich die Verteilung der Abb. 15, die gleichzeitig die auf Grund dieser Verteilung konstruierten Trends für Kurztag- und Langtagpflanzen enthält.

Danach finden sich, wie schon oben vermutet wurde, die am extremsten angepaßten Kurztag- und Langtagpflanzen nebeneinander in mittleren geographischen Breiten (30—40°), da mit Sicherheit anzunehmen ist, daß der Adaptationsgrad der hier nur spärlich vertretenen Langtagpflanzen mit abnehmender geographischer Breite wieder geringer wird, weil in tropischen Gebieten eine Langtag-Anpassung jeder positiven biologischen Bedeutung entbehrt und infolgedessen dort nicht zu erwarten ist.

Der Einwand, daß sich bei den in unsere Versuche einbezogenen Vertretern der A-Klimate der photoperiodische Charakter durch Inkulturnahme und Züchtung im Laufe der Zeit merklich abgeschwächt haben könnte, ist keineswegs stichhaltig, da gleiches bei den Vertretern der B-, C- und D-Klimate eingetreten sein müßte, die zum Teil noch länger in Kultur und züchterisch intensiver bearbeitet sind.

Wenn auch nach unseren bisherigen Kenntnissen Kurztagpflanzen in den Tropen und Langtagpflanzen in höheren geographischen Breiten

am *häufigsten* sind, so finden sich doch die *ausgeprägtesten* Kurztagpflanzen und die *ausgeprägtesten* Langtagpflanzen nebeneinander in mittleren geographischen Breiten. Diese zunächst sehr überraschende Erscheinung ist zu interpretieren und nach Möglichkeit zu begründen.

V. Diskussion und Hypothese

Schon anderweit ist darauf hingewiesen worden, daß sich die photoperiodische Anpassung nicht eigentlich auf kurze oder lange Tage (bzw. auf entsprechende Dunkelperioden), sondern auf einen jahreszeitlichen Wechsel der Photoperiodik bezieht (Whyte und Oljhovikov 1939, Rudorf 1941, Junges 1957). Dabei bleibt es in genetischer Hinsicht freigestellt, den Wechsel der Photoperiodik als selektionierendes Prinzip oder als Anpassungsreiz zu denken.

Geht man von der Annahme aus, daß die Jahresamplitude der Photoperiodik entscheidend sei, so ist damit die mit zunehmender geographischer Breite zunächst zunehmende photoperiodische Angepaßtheit verständlich; offen bleibt aber vorerst die Frage, warum in höheren geographischen Breiten ($> 40^0$) trotz des Zunehmens der Tageslängenunterschiede die Angepaßtheit wieder abnimmt. Doch auch dies findet in folgendem eine plausible Erklärung:

Für ein aktives Leben der Pflanze steht durchaus nicht in allen Gebieten der Erde der gesamte Jahrescyclus zur Verfügung. Tabelle 2

Tabelle 2. *Schematische Übersicht über die 11 Hauptklimate des Köppenschen Systems* (Köppen 1931) *und ihren begrenzenden Einfluß auf die Vegetationsmöglichkeiten*

Die 11 Hauptklimate des Köppenschen Systems		Vorhandensein (+) oder Fehlen (−) einer Begrenzung der Vegetationsmöglichkeiten durch		Verbreitung des Klimas über *n* % der Landoberfläche (nach Köppen 1931)	Vorwiegende Begrenztheit der Vegetationsmöglichkeiten auf *n* % der Landoberfläche
Klimaformel	Bezeichnung der Hauptklimate	Kälteperioden	Trockenperioden		
Af	Tropisches Regenwaldklima	−	−	23,0	23,0 unbegrenzt
Aw	Savannenklima . .	−	+	13,1	
BS	Steppenklima . .	(− oder +)	+	6,7	
BW	Wüstenklima . . .	(− oder +)	+ +	3,9	28,8 durch Trokkenperioden begrenzt
Cs	Etesienklima . . .	(+) getrennt von +		2,6	
Cw	Sinisches Klima .	(+) zugleich mit +		2,5	
Dw	Transbaikalisches Klima	+ zugleich mit (+)		1,5	
Cf	Feuchttemperiertes Klima . . .	+	−	22,1	
Df	Feuchtwinterkaltes Klima . .	+	−	5,8	48,2 durch Kälteperioden begrenzt
ET	Tundrenklima . .	+	−	13,4	
EF	Schneeklima . . .	+ +	−	5,4	

gibt die flächenmäßige Ausdehnung der 11 Hauptklimate des Köppenschen Systems (KÖPPEN 1931) wieder und enthält darüber hinaus Angaben über die klimatische Begrenztheit der Vegetationsmöglichkeiten in den einzelnen Klimaten. Hiernach sind auf etwa einem Viertel der Landoberfläche die Vegetationsmöglichkeiten unbegrenzt. Auf einem weiteren Viertel der Landoberfläche sind sie durch Trockenperioden und auf der Hälfte der Landoberfläche durch Kälteperioden eingeschränkt. Auf rund drei Viertel der Landoberfläche sind somit die Vegetationsmöglichkeiten auf eine mehr oder weniger kurze Vegetationsperiode beschränkt. Hierbei kann es sich selbstverständlich nur um grobe Schätzungen handeln, da z. B. bei der Köppenschen Klassifizierung die Einschränkung durch Trockenheit das Primat vor der Einschränkung durch Kälte hat, so daß unter den BS- und BW-Klimaten Asiens zum Teil neben Trockenheit die Kälte vegetationseinschränkend wirkt.

Mit zunehmender geographischer Breite scheiden, vor allem infolge niederer Temperaturen, immer größere Teile des Jahres für ein aktives Leben der Pflanzen aus. Damit werden die photoperiodischen Unterschiede innerhalb der verbleibenden Vegetationsperiode wieder geringer, die Selektionswirkung bzw. der Anpassungsreiz vermindert sich, und daraus wiederum resultiert eine geringere photoperiodische Angepaßtheit.

Im Bereich der geographischen Breiten von 30—50°, in denen nach unserem Material die photoperiodische Angepaßtheit geringer wird, nimmt tatsächlich die Vegetationsperiode infolge niederer Temperaturen rapide ab, wie aus folgenden Zahlenangaben (nach SELJANINOW 1937, aus WALTER 1951, S. 48/49) ersichtlich ist: Für die drei Orte Alexandria/Tiflis/Charkow, die, außerhalb des atlantischen Einflusses, in etwa 30/40/50° nördlicher Breite liegen, beträgt bei einem Januarmittel von +13,4/+0,6/—7,7° C die Zahl der frostfreien Tage im Jahr 365/236/151 und die Zahl der Tage mit einem Temperaturmittel über +5° C 365/272/201. Die Januar-Isotherme von 0° C verläuft übrigens — abgesehen von den Westflanken der Kontinente, wo sie nach Norden ausweicht — auf der Nordhalbkugel dem 40. Breitenkreise ungefähr parallel, bei dem auch eine deutlichere Abnahme der photoperiodischen Angepaßtheit beginnt.

Verschiedene Lebensformen der Pflanzen (RAUNKIAER 1918) entziehen sich in höheren Breiten zeitweise dem direkten Einfluß der kalten Atmosphäre und damit auch der Photoperiodik. Am deutlichsten ist dies bei den Geophyten. Einen je größeren Teil des Jahres diese unter der Erde verbringen, desto geringer wird die innerhalb der Vegetationsperiode verbleibende Amplitude der Photoperiodik sein, und mit desto geringerer photoperiodischer Angepaßtheit ist infolgedessen zu rechnen. Winterannuelle Pflanzen dagegen, die den Winter in nicht reduziertem vegetativem Zustand überdauern, sind auch der vollen

Jahresamplitude der Photoperiodik ausgesetzt. Wie zu erwarten, ist deren photoperiodische Angepaßtheit sehr stark ausgeprägt und bezieht sich auf einen vollen, Kurz- und Langtage umfassenden Jahrescyclus (Junges 1957).

Die Geophyten können sich zwar vorübergehend vollständig dem Einfluß der *Photoperiodik*, nicht aber dem Einfluß der *Temperatur* entziehen, der sie auch im Boden, wenn auch in etwas gemilderter Form, jederzeit ausgesetzt sind. Bei Zwiebelgewächsen, wie bei der Hyazinthe, umfaßt die dort recht strenge thermische Angepaßtheit trotz der ausgedehnten Trockenzeit eine volle thermische Jahresamplitude des Heimatklimas (vgl. Junges 1956). Der Fall der Hyazinthe einerseits und andererseits die relativ geringe Beeinflussung tropischer Pflanzen durch mikrotherme Jarowisation (s. oben) machen es wahrscheinlich, daß auch die *thermische* Angepaßtheit der Pflanzen mit der jährlichen Amplitude des Heimatklimas zunimmt, so daß für thermische wie für photoperiodische Adaptation prinzipiell die gleiche Gesetzmäßigkeit gilt.

Auf die Problematik des Begriffes der Vegetationsperiode soll nicht näher eingegangen werden. Er wird hier in einem sehr weiten Sinne gebraucht, indem er diejenige Zeit des Jahres umfaßt, in welcher die Pflanze in nicht reduziertem vegetativem Zustande, wenn auch ohne Wachstumsleistungen, über dem Erdboden verbringt. Seljaninow (1937) wie auch Walter (1951) kommen zu dem Ergebnis, daß es in thermischer Hinsicht keine für alle Pflanzen gültige Abgrenzung der Vegetationsperiode geben kann. Zudem wird hier der Begriff der Vegetationsperiode in bezug auf die Unterbrechung der Vegetationsmöglichkeiten nicht nur durch *Kälte*, sondern auch durch *Trockenheit* gebraucht. Die nur auf Kälteperioden bezogene Fassung des Begriffes der Vegetationsperiode (vgl. Hesse 1953) ist zwar im immerfeuchten Klima Mitteleuropas für den Freilandanbau landwirtschaftlicher Kulturpflanzen ausreichend, aber bereits der Gärtner hat es zum Teil mit Pflanzen zu tun, die mehr oder weniger streng an Trockenperioden angepaßt sind und deren Angepaßtheit bei der Kultur unbedingt zu beachten ist.

Nach dem bisher Gesagten ist die photoperiodische Angepaßtheit einer Pflanze um so ausgeprägter, je größer in der Heimat dieser Pflanze die Amplitude der Photoperiodik innerhalb der Vegetationsperiode ist.

Auf Grund dieser Hypothese sind die in Abb. 16 schematisch dargestellten Beziehungen zwischen dem Grad der photoperiodischen Angepaßtheit der Pflanzen und der geographischen Breite ihrer Heimat zu erwarten. Die am stärksten ausgeprägten Kurztag- und Langtagpflanzen kommen hiernach nebeneinander in *mittleren* geographischen Breiten vor. Vom Äquator bis in mittlere Breiten wirkt sich die geographische Breite vorwiegend *direkt* über die Jahresamplitude der Tageslängen, in höheren Breiten dagegen auf dem Wege über bestimmte vegetations-

hemmende Klimafaktoren *indirekt* auf die photoperiodische Angepaßtheit aus.

Die oben auf Grund von Untersuchungen an 14 Zierpflanzenarten verschiedener Heimat ermittelte Abhängigkeit des Grades der photoperiodischen Angepaßtheit von der geographischen Breite ihrer Heimat (vgl. Abschnitt IV und Abb. 15) fügt sich dieser Hypothese sehr gut ein.

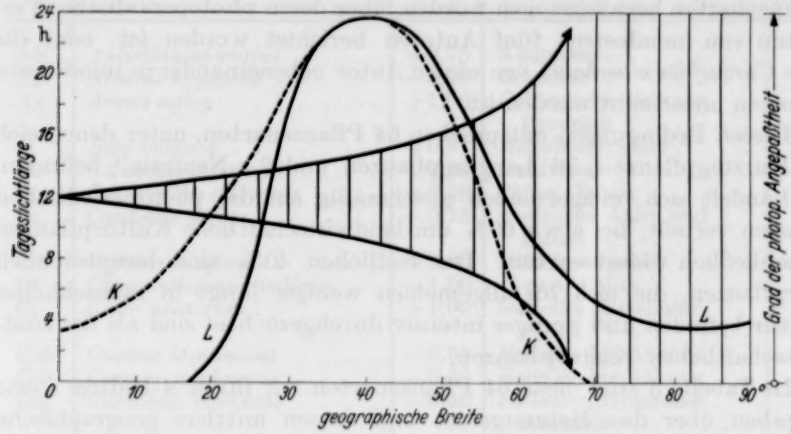

Abb. 16. Schema der zwischen dem Grad der photoperiodischen Angepaßtheit der Pflanzen und der geographischen Breite ihres Heimatgebietes anzunehmenden Beziehungen. —— Grad der Angepaßtheit von Langtagpflanzen; - - - - Grad der Angepaßtheit von Kurztagpflanzen, beides in willkürlichem Maßstab. Die Pfeillinien geben die Länge des längsten und des kürzesten Tages (in Stunden, ohne Dämmerung gerechnet) in Abhängigkeit von der geographischen Breite an. Die Fläche der Differenzen zwischen längstem und kürzestem Tag ist schraffiert

Es scheint aber zweckmäßig, diese Hypothese an Hand eines umfangreicheren, auf vollkommen andere Weise gewonnenen Materials nochmals zu überprüfen.

VI. Nachprüfung der Hypothese an umfangreicherem, in der Literatur vorliegendem Material

Schon oben (vgl. Abschnitt IV) ist auf die Möglichkeit hingewiesen worden, aus photoperiodischen Untersuchungen, die von verschiedenen Autoren an der gleichen Pflanzenart durchgeführt worden sind, den Adaptationsindex A zu ermitteln. Auf diese Weise werden die unter verschiedenen Umweltkonstellationen durchgeführten Versuche wie Varianten eines einzigen, komplexen Versuches behandelt. Die Umweltkonstellationen können sich dabei unterscheiden durch geographische Breite, Jahreszeit, Kultur im Freiland oder unter Glas, künstliche Verdunklung oder künstliche Belichtung, Beleuchtungsstärke, Entwicklungsphase und Dauer der Behandlung, usw. Je ausgeprägter die photoperiodische Angepaßtheit der betreffenden Pflanze ist, desto größer ist auch die Wahrscheinlichkeit, daß diese Pflanze von allen Autoren

als zur gleichen photoperiodischen Klasse gehörend befunden wird, daß sich also $A = 1{,}00$ ergibt. Je größer ferner die Zahl der Autoren und damit die Verschiedenheit der Umweltkonstellationen, desto größer ist die Sicherheit des ermittelten A-Index.

Unter diesem Gesichtspunkte sind im folgenden aus den tabellarischen Zusammenstellungen Samygins (1946, dort Tabelle 1) alle diejenigen Pflanzenarten herausgezogen worden, über deren photoperiodisches Verhalten von mindestens fünf Autoren berichtet worden ist, oder die (wie *Curcurbita moschata*) von einem Autor nebeneinander in mindestens 5 Sorten untersucht worden ist.

Diesen Bedingungen entsprechen 64 Pflanzenarten, unter denen sich 26 Kurztagpflanzen, 36 Langtagpflanzen und 2 „Neutrale" befinden. Es handelt sich, einigermaßen gleichmäßig auf die photoperiodischen Klassen verteilt, bei etwa 60% um landwirtschaftliche Kulturpflanzen einschließlich Gemüsearten. Die restlichen 40% sind hauptsächlich Zierpflanzen, die sich im allgemeinen weniger lange in menschlicher Kultur befinden und weniger intensiv durchgezüchtet sind als die landwirtschaftlichen Kulturpflanzen.

In Tabelle 3 sind diese 64 Pflanzenarten mit ihren A-Indizes sowie Angaben über das Heimatgebiet und dessen mittlere geographische Breite zusammengestellt. Die geographischen Angaben stützen sich u. a. auf Hegi (o. J.), Kuckuck (1943), Schiemann (1932), Hedrick (1919) und Grunert (1952).

Ein Widerspruch zu unseren in Tabelle 1 angegebenen Befunden hinsichtlich der photoperiodischen Klassifikation besteht bei *Delphinium* und bei *Matthiola*. Bei diesen beiden Pflanzenarten handelt es sich nach den von Samygin angegebenen Autoren eindeutig um Langtagpflanzen, während sie in unserem Versuch als Kurztagpflanzen reagierten. Auf die Ursachen dieses abweichenden Verhaltens soll hier nicht eingegangen werden. Bemerkenswert ist aber die Tatsache, daß sich für diese Pflanzen aus unseren Berechnungen nur ein verhältnismäßig schwach ausgeprägter Kurztagcharakter ergab (vgl. Tabelle 1).

Abb. 17 zeigt die Adaptations-Indices in Beziehung zur geographischen Breite des Heimatgebietes. Negative Werte bezeichnen Kurztagpflanzen, positive bezeichnen Langtagpflanzen. Außerdem sind, für Kurztag- und Langtagpflanzen getrennt, Trends berechnet und in die Abbildung eingetragen worden, welche den mittleren Grad der photoperiodischen Angepaßtheit in Abhängigkeit von der geographischen Breite angeben. Die beiden auf der Linie $A = 0$ liegenden Pflanzenarten sind in den Ausgleich nicht mit einbezogen worden. Es handelt sich um *Lycopersicum esculentum*, das von 3 Autoren als Kurztagpflanze, von 6 als tagneutral und von 3 als Langtagpflanze festgestellt wurde, sowie um *Tagetes erecta*, für die von je 2 Autoren Kurztag-, Langtag- und tagneutrale Reaktion registriert worden ist. Zwischen den

Tabelle 3. *Abhängigkeit des Grades der photoperiodischen Angepaßtheit von 64 Pflanzenarten, die von mindestens fünf Autoren auf ihr photoperiodisches Verhalten untersucht sind, ermittelt auf Grund der tabellarischen Zusammenstellungen von* SAMYGIN (1946)

Signatur in Abb. 17	Pflanzenart	Adaptations-Index *A*	Heimat	
			Heimatgebiet	mittl. geogr. Breite (Grad)
An	*Antirrhinum majus*	+0,75	Kleinasien	40
Ar	*Arachis hypogaea*	−0,20	Brasilien	5
Av	*Avena sativa*	+1,00	Gebirge des Balkans, Pyrenäen	45
B	*Beta vulgaris*	+0,91	Mittelmeergebiet	40
Co	*Calendula officinalis*	+0,20	mediterran	40
Cc	*Callistephus chinensis*	+0,38	China, Japan	35
Cs	*Cannabis sativa*	−0,75	westliches Asien und Indien	30
Ce	*Centaurea cyanus*	+0,86	Mittelmeergebiet	40
Ch	*Chrysanthemum indicum*	−1,00	Japan, China	35
Ci	*Cicer arietinum*	+1,00	östliches Mittelmeergebiet	35
Cob	*Cosmos bipinnatus*	−0,91	Bolivien bis Arizona	25
Cos	*Cosmos sulphureus*	−0,92	Bolivien bis Arizona	25
Cu	*Cucurbita moschata*	−0,40	Südasien, tropisches Amerika	10
Da	*Dahlia variabilis*	−0,57	Zentralamerika	20
De	*Delphinium ajacis*	+1,00	Mittelmeergebiet	40
Dy	*Dianthus caryophyllus*	+0,57	mediterran	40
Di	*Didiscus coeruleus*	+0,60	Westaustralien	25
E	*Euphorbia pulcherrima*	−1,00	Zentralamerika	20
F	*Fagopyrum esculentum*	−0,36	Nordchina, Südsibirien, Turkestan	45
Gl	*Glycine soja*	−0,86	Japan, Java	20
Go	*Gossypium spec.*	−0,91	Inseln des Stillen Ozean, Zentralamerika	10
Hea	*Helianthus annuus*	−0,56	Mexiko	20
Het	*Helianthus tuberosus*	−0,22	Kanada bis Saskatschewan	40
Hod	*Hordeum distichum*	+1,00	Vorderasien	35
Hov	*Hordeum vulgare*	+0,95	Vorderasien	35
I	*Impatiens balsamina*	−0,40	altweltliche Tropen, Ostindien	15
Ls	*Lactuca sativa var. capitata*	+0,64	östliches Mittelmeergebiet	35
Lo	*Lathyrus odoratus*	+0,80	Mittelmeer (Sizilien)	40
Le	*Lens culinaris*	+0,89	Mittelmeergebiet	40
Li	*Linum usitatissimum*	−1,00	mediterran	40
Ly	*Lycopersicum esculentum*	±0,00	Zentralamerika	20
M	*Matthiola incana*	+1,00	Mittelmeergebiet	40
Nir	*Nicotiana rustica*	+0,33	Mexiko	25
Nit	*Nicotiana tabacum*	−0,22	südliches Nordamerika	30
Or	*Oryza sativa*	−0,75	Indien, tropisches Australien	10
Pm	*Panicum miliaceum*	−1,00	Mittelasien, nördliches Vorderindien	30
Ps	*Papaver somniferum*	+1,00	Mittelmeergebiet	40
Peo	*Perilla ocymoides*	−1,00	Ostindien, China, Japan	35
Pen	*Perilla nankinensis*	−1,00	Ostindien, China, Japan	35
Phm	*Phaseolus multiflorus*	+0,62	Zentralamerika	20

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Signatur in Abb. 17	Pflanzenart	Adaptations-Index *A*	Heimat	
			Heimatgebiet	mittl. geogr. Breite (Grad)
Phv	*Phaseolus vulgaris*	−0,30	Zentralamerika	20
Pp	*Phleum pratense*	+0,91	Europa (ohne arktisches Rußland und Türkei) .	55
Pi	*Pisum sativum*	+0,80	östliches Mittelmeer bis Vorderasien	35
Ra	*Raphanus sativus*	+0,94	Mittelmeergebiet	40
Ru	*Rudbeckia bicolor*	+1,00	Mexiko bis Texas . . .	30
Ss	*Salvia splendens var. compacta*	−1,00	Brasilien	5
Sa	*Scabiosa atropurpurea* . . .	+1,00	Mittelmeergebiet	40
Sc	*Secale cereale*	+1,00	Südwestasien	35
Sd	*Sedum spectabile*	+1,00	Japan	35
Si	*Sinapis alba*	+1,00	Mittelmeergebiet	40
Sod	*Solanum demissum*	+0,20	Zentralamerika	20
Sot	*Solanum tuberosum*	+0,69	Peru, Bolivien	15
Sh	*Sorgum halepense*	−1,00	ostmediterran	35
Sp	*Spinacia oleracea*	+1,00	Südwestasien	35
Ta	*Tagetes erecta*	±0,00	Mexiko, südliches Nordamerika	25
Ti	*Tithonia rotundifolia* . . .	−1,00	Mexiko, südliches Nordamerika	25
Tp	*Trifolium pratense*	+1,00	ganz Europa bis 70° nördlicher Breite .	55
Trd	*Triticum durum*	+1,00	Abessinien	10
Trv	*Triticum vulgare*	+0,94	Vorderasien, Armenien .	35
Tm	*Tropaeolum majus*	+0,60	Peru bis Kolumbien . .	5
Vc	*Vicia faba*	+0,75	östliches Mittelmeer . .	35
Vo	*Viola tricolor*	+0,67	gemäßigtes Eurasien . .	50
Ze	*Zea mays*	−0,67	Zentralamerika	20
Zi	*Zinnia elegans*	−0,60	Zentralamerika	20

landwirtschaftlichen Kulturpflanzen einerseits und Zierpflanzen andererseits besteht ebensowenig wie zwischen Kurztag- und Langtagpflanzen ein statistisch signifikanter Unterschied hinsichtlich des durchschnittlichen Grades der photoperiodischen Angepaßtheit.

Innerhalb der gleichen Gattung treten nur bei *Nicotiana* und bei *Phaseolus* positive und negative *A*-Indices nebeneinander auf. Die Indices selbst liegen in diesen Fällen relativ niedrig. Da aber die beiden Arten der betreffenden Gattungen die gleiche Heimat haben, so waren auch keine extrem entgegengesetzten Reaktionen zu erwarten. Im übrigen muß auf eine Diskussion über wahrscheinliche oder mögliche Deutungen des photoperiodischen Verhaltens der einzelnen Pflanzenarten verzichtet werden. Das Material kann im vorliegenden Fall nichts anderes bedeuten als eine statistische Masse. Infolgedessen sind auch die daraus abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten statistischer Art und beanspruchen nicht für jeden Einzelfall absolute Gültigkeit.

Vereinigt man die beiden Trends der Abb. 17, indem man das Diagramm in der Linie $A = 0$ als Symmetrieachse zusammenklappt,

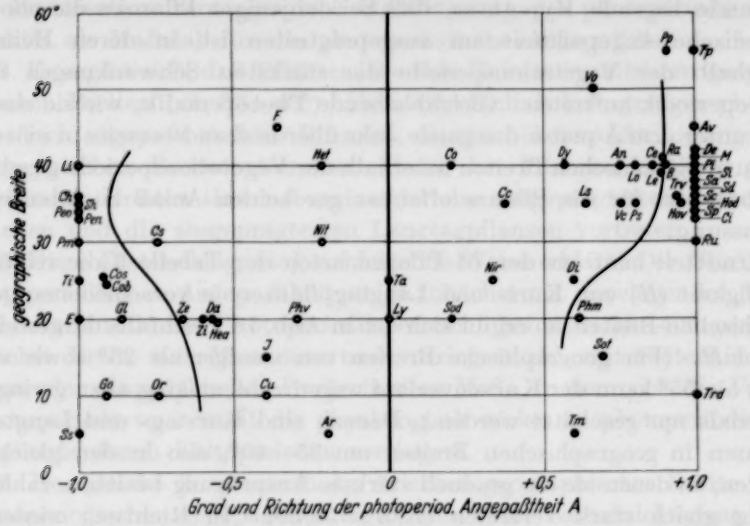

Abb. 17. Grad und Richtung der photoperiodischen Angepaßtheit von 64 Pflanzenarten in Beziehung zur geographischen Breite ihrer Heimat. Abszisse: Adaptationsindex A mit negativen Werten bei Kurztagreaktion und positiven Werten bei Langtagreaktion. Vgl. Tabelle 3

so ergibt sich Abb. 18, in der die Beziehungen zwischen dem Grad der photoperiodischen Angepaßtheit und der geographischen Breite noch

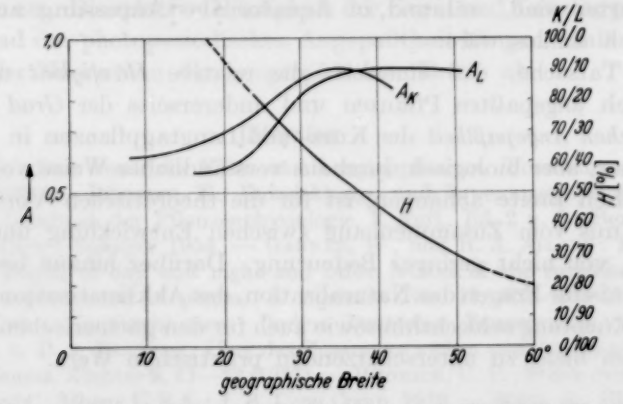

Abb. 18. Grad der photoperiodischen Angepaßtheit (A) sowie Häufigkeit (H) von Kurztagpflanzen (K) und Langtagpflanzen (L) in Abhängigkeit von der geographischen Breite. Vgl. Abb. 17 und Tabelle 3

deutlicher sichtbar werden als in Abb. 15, vor allem was die Langtagpflanzen betrifft. Die Kurvenzüge der Abb. 18 stimmen mit denen der Abb. 16 außerordentlich gut überein: Die ausgeprägtesten Kurz- und Langtagpflanzen kommen nebeneinander in geographischen Breiten um

35—40° vor. Dadurch bestätigt sich auf Grund des von Samygin gesammelten umfangreichen empirischen Materials die der Abb. 16 zugrunde liegende Hypothese, daß bei denjenigen Pflanzen die photoperiodische Angepaßtheit am ausgeprägtesten ist, in deren Heimat innerhalb der Vegetationsperiode die stärksten Schwankungen der Photoperiodik auftreten. Gleichbleibende Photoperiodik, wie sie einerseits unter dem Äquator das ganze Jahr über und andererseits in extrem hohen geographischen Breiten innerhalb der Vegetationsperiode gegeben ist, bedeutet für die Pflanze offenbar gar keinen Anlaß zu intensiver Anpassung.

Ermittelt man aus den 64 Pflanzenarten der Tabelle 3 die relative Häufigkeit (H) von Kurz- und Langtagpflanzen in verschiedenen geographischen Breiten, so ergibt sich der in Abb. 18 gleichfalls dargestellte Trend H. (Für geographische Breiten von weniger als 25° sowie von mehr als 55° kann der Kurvenverlauf wegen zahlenmäßig allzu geringen Materials nur geschätzt werden.) Danach sind Kurztag- und Langtagpflanzen in geographischen Breiten um 35—40°, also in den gleichen Breiten, in denen sie die graduell stärkste Ausprägung besitzen, zahlenmäßig gleich stark vertreten ($K/L = 50/50$). In Richtung niederer Breiten sinkt der Anteil der Langtagpflanzen rasch ab, während in Richtung höherer Breiten noch ein verhältnismäßig hoher Anteil an Kurztagpflanzen erhalten bleibt. Dies ist ohne weiteres daraus erklärlich, daß es zwar in höheren Breiten noch Kurztage, nicht aber in niederen Breiten Langtage gibt, so daß in höheren Breiten noch Kurztagpflanzen zu erwarten sind, während in Äquatornähe Anpassung an Langtag biologisch sinnlos wäre.

Die Tatsache, daß einerseits die relative *Häufigkeit* der photoperiodisch angepaßten Pflanzen und andererseits der *Grad der photoperiodischen Angepaßtheit* der Kurz- und Langtagpflanzen in ganz verschiedener, aber biologisch durchaus verständlicher Weise von der geographischen Breite abhängen, ist für die theoretischen Vorstellungen, die wir uns vom Zusammenhang zwischen Entwicklung und Umwelt machen, von nicht geringer Bedeutung. Darüber hinaus besitzt diese Erkenntnis für Fragen der Naturalisation, der Akklimatisationszüchtung wie der Züchtung schlechthin sowie auch für den gärtnerischen Pflanzenbau einen nicht zu unterschätzenden praktischen Wert.

Zusammenfassung

1. Die Untersuchungen gehen von Jarowisationsreihen von 14 Zierpflanzenarten aus (Samenjarowisation bei + 3° C), die ihre Heimat in geographisch sehr verschiedenen Gebieten der Erde haben und nebeneinander im Kurztag und im Langtag kultiviert worden sind.

2. Mittels verschiedener Methoden wird der Grad der photoperiodischen Angepaßtheit zahlenmäßig erfaßt, insbesondere dient die durch die Jarowisation hervorgerufene Modifizierung des photoperiodischen Effektes als Maßstab für die photoperiodische Angepaßtheit.

3. Es ergibt sich, daß Pflanzen, die ihre Heimat in mittleren geographischen Breiten (um 35—40°) haben, durchschnittlich strenger photoperiodisch angepaßt sind als Pflanzen, die aus höheren oder niedrigeren geographischen Breiten stammen. Unter den Pflanzen mittlerer geographischer Breiten sind nebeneinander die ausgeprägtesten Kurztagpflanzen und die ausgeprägtesten Langtagpflanzen vertreten.

4. Diese Feststellung wird auf folgende Weise erklärt: Der Grad der photoperiodischen Angepaßtheit steigt zunächst mit zunehmender jährlicher Amplitude der Photoperiodik, erreicht bei etwa 35—40° geographischer Breite sein Maximum und verringert sich mit weiterhin zunehmender geographischer Breite in dem Maße, in dem sich die Vegetationsperiode und damit die physiologisch wirksame photoperiodische Amplitude durch Kälteperioden verringert.

5. Der gleiche Zusammenhang zwischen geographischer Breite und photoperiodischer Angepaßtheit ergibt sich unter Berücksichtigung von 64 weiteren Pflanzenarten, die von mindestens je 5 verschiedenen Autoren auf ihr photoperiodisches Verhalten untersucht sind.

6. Die relative Häufigkeit des Vorkommens von Kurztagpflanzen nimmt mit zunehmender geographischer Breite ab, die relative Häufigkeit der Langtagpflanzen dagegen nimmt mit zunehmender geographischer Breite zu. Die relative Häufigkeit der Kurz- und Langtagpflanzen und der Grad der photoperiodischen Angepaßtheit hängen somit in ganz verschiedener Weise von der geographischen Breite ab.

Literatur

Adler, R.: Das Wesen der Kurz- und Langtagpflanzen. Forschungsdienst **9**, 332—367 (1940). — Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. In Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., Bd. 2 u. 3. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953. — Garner, W., and H. A. Allard: Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction of plants. J. Agricult. Res. **18**, 553—606 (1920). — Grunert, Chr.: Einjahrsblumen. Berlin: Deutscher Bauernverlag 1952. — Harder, R., u. D. v. Denffer: Über das Zusammenwirken von Jarowisation und Photoperiodismus. Züchter **9**, 17—23 (1937). — Hedrick, U. P.: Sturtevant's notes on edible plants. Albany U.S.A.: J. B. Lyon Comp. 1919. — Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 2. Aufl., 7 Bde. München: J. F. Lehmann (o. J.). — Hesse, W.: Schwankungen der Vegetationsperiode. Dtsch. Landwirtsch. **4**, 192—194 (1953). — Junges, W.: Beeinflussung der Entwicklung und des Ertrages von Edelwicken (Lathyrus odoratus L.) durch Jarowisation und Photoperiodik. Arch. Gartenbau **3**, 297—315 (1955). — Zusammenhänge zwischen Stadienentwicklung, Heimat und Kultur der Hyazinthe. Arch. Gartenbau **4**, 345—353 (1956). —

Zur Frage der Stadienentwicklung insbesondere von Langtagpflanzen winterkalter Klimate. Z. Pflanzenzüchtg (im Druck). — Köppen, W.: Grundriß der Klimakunde. Berlin u. Leipzig: W. de Gruyter & Co. 1931. — Kuckuck, H.: Von der Wildpflanze zur Kulturpflanze. Berlin: Alfred Metzner 1943. — Lundegårdh, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben, 4. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1954. — Melchers, G., u. A. Lang: Die Physiologie der Blütenbildung. Biol. Zbl. **67**, 105—174 (1948). — Murneek, A. E.: History of research in photoperiodism. In Murneek u. Whyte, S. 39—61. 1948. — Murneek, A. E., and R. O. Whyte: Vernalization and photoperiodism. In Lotsya, Bd. 1. Waltham, Mass.: Chronica Botanica Comp. 1948. — Raunkiaer, C.: Kgl. danske Vid. Selsk. I **4**, 1 (1918). Zit. nach Lundegårdh 1954 u. Walter 1951. — Regel, C. v.: Pflanzen in Europa liefern Rohstoffe. Stuttgart: E. Schweizerbart 1944. — Rudorf, W.: Entwicklungsphysiologische Grundlagen der Pflanzenzüchtung. In Th. Roemer u. W. Rudorf, Handbuch der Pflanzenzüchtung, Bd. 1, S. 210—253. Berlin: Paul Parey 1941. — Samygin, G. A.: Photoperiodismus der Pflanze (Zusammenstellung von Literatur und Tabellen) unter der Redaktion von Prof. M. Ch. Tschailachjan. Arbeiten des Timirjasew-Instituts für Pflanzenphysiologie, Bd. III, H. 2, S. 129—262. [Russisch.] Moskau u. Leningrad 1946. — Schick, R.: Photoperiodismus. Züchter **5**, 122—135 (1932). — Schiemann, E.: Entstehung der Kulturpflanzen. In Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. III. Berlin: Gebrüder Borntträger 1932. — Schimper, A. F. W., u. F. C. v. Faber: Pflanzengeopraphie auf physiologischer Grundlage, 3. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1953. — Seljaninow, G. T.: Agroklimatisches Weltnachschlagewerk. Leningrad u. Moskau 1937. [Russisch.] Zit. nach Walter 1951. — Sircar, S. M.: Vernalization and photoperiodism in the tropics. In Murneek u. Whyte, S. 121—128. 1948. — Sydow-Wagners' Methodischer Schul-Atlas, bearbeitet von H. Haack u. H. Lautensach, 23. Aufl. Gotha: Justus Perthes 1944. — Walter, H.: Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Teil 1: Standortslehre. Stuttgart, z. Zt. Ludwigsburg: Eugen Ulmer 1951. — Whyte, R. O., and M. A. Oljhovikov: Chron. bot. **5**, 327—331 (1939). Zit. bei Murneek 1948 u. Sircar 1948.

Dr. W. Junges, Dresden-Pillnitz, Institut für Gartenbau

Planta, Bd. 49, S. 33—46 (1957)

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin

ÜBER DIFFERENZIERUNGSVORGÄNGE BEI CYPERACEEN

II. ENTSTEHUNG VON EPIDERMALEN FASERBÜNDELN IN DER SCHEIDE VON CAREX

Von

CHARLOTTE THIELKE

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 2. Januar 1957)

1. Einleitung

HABERLANDT berichtet bereits 1879 in seiner „Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems", daß bei Angiospermen aus dem „Dermatogen" nicht immer nur Epidermis, d. h. Hautgewebe hervorgeht, wie es HANSTEIN (1868) bei der Definition seiner Histogene zunächst angenommen hat. Es heißt dort (1879, S. 12): „Es wird hiermit zum ersten Male gezeigt, daß das „Dermatogen" neben den verschiedenen Gebilden des Hautsystems auch noch Teile eines ganz anderen Gewebesystems, des Skelets aus sich heraus zu modellieren imstande ist." Später konnte dann RÖSLER (1928) zeigen, daß bei Gräsern vollständige Blätter aus der Epidermis hervorgehen können. Auch bei Liliaceen sind epidermale Blattränder eine häufige Erscheinung. Im Inflorescenzbereich vieler Pflanzen ist ebenfalls mit dem Vorkommen epidermaler Bildungen zu rechnen, jedoch scheint diese Tatsache in zusammenfassenden Darstellungen bisher nur wenig berücksichtigt zu sein. Über epidermale Säume an Knospenschuppen berichten FOSTER (1937) und CROSS (1938). Eine mehrschichtige Epidermis hat PFITZER (1872) für mehrere Pflanzen beschrieben. Schließlich sei in diesem Zusammenhang an das Vorkommen von periklinen Aufspaltungen innerhalb der Epidermis zur Mesophyllbildung bei Periklinalchimären erinnert, wie sie in Teil I dieses Berichtes bereits erwähnt wurden. Aus dieser kurzen Übersicht läßt sich ersehen, daß bei verschiedenen Pflanzen die Oberhaut auch im natürlichen Zusammenhang nicht ausschließlich zur Epidermis bzw. zu deren Anhangsorganen determiniert sein muß.

Auffällig groß ist auch die Zahl der Pflanzen, von denen Regenerationsvorgänge allein aus der Epidermis bekannt geworden sind (Literatur bei BUVAT 1944/45).

Seitdem man weiß, daß bei Gramineen die Oberhaut bei der Ausbildung von Mesophyll eine große Rolle spielen kann, ist es nicht verwunderlich, wenn bei Cyperaceen auch ähnliches vorkommt. Über die Beteiligung der Oberhaut an der Entwicklung junger Blattanlagen wurde in Teil I berichtet. Epidermal entstandene Bastfasern sind von HABERLANDT (1879) ebenfalls nur bei Cyperaceen geschildert worden. Sie sind bei *Papyrus antiquorum* (= *Cyperus papyrus* L.) an den Hochblättern der Inflorescenzen vorhanden. Die peripheren Faserbündel des Schaftes der gleichen Pflanze setzen sich dagegen aus epidermalen und subepidermalen Elementen zusammen. Auf der Blattunterseite

von *Cyperus vegetus* sind sie meist zusammengesetzter Natur, d. h. es ist auch subepidermales Gewebe an ihrer Bildung beteiligt; sie können aber auch rein epidermal entstehen. *Cyperus longus* enthält sehr große epidermale Bastfasergruppen an der Blattoberseite, während die kleineren Bündel der Blattunterseite alle subepidermal entstehen. Im Anschluß an die Untersuchungen HABERLANDTs soll nun im folgenden über weitere Vorkommen von Differenzierungen der Epidermis berichtet werden, die zur Bildung von sklerenchymatischen Fasern führen.

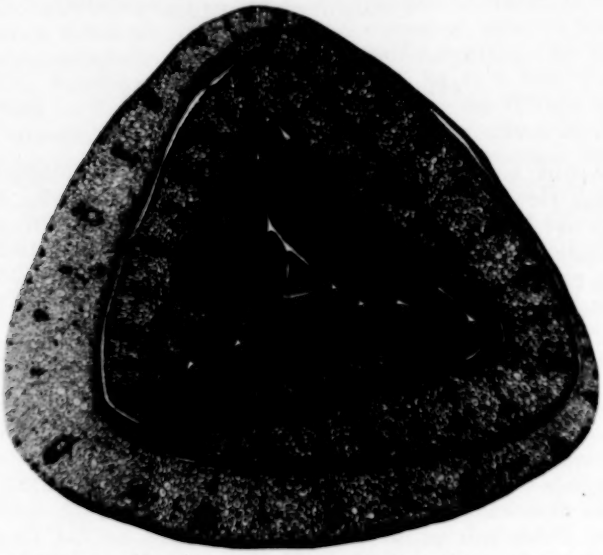

Abb. 1. *Carex acutiformis*. Querschnitt durch die Knospe. Die äußeren Blätter sind im Bereich der Scheide getroffen, die auf der der Blattanlagenmedianen gegenüberliegenden Seite nur zweischichtig ausgebildet ist

An den Blättern vieler *Carex*-Arten finden sich außer den Faserbelegen der Leitbündel auch unabhängige Bastfaserbündel, die meist zwischen den Leitbündeln gelegen sind. Sie kommen auch im Bereich der leitbündelfreien Blattscheide vor, auf der Seite, die der Blattmedianen jeweils gegenüberliegt (Abb. 1). Dort besteht die Scheide aus einem nur zweischichtigen Gewebe, das oben in der häutigen Ligula seine Fortsetzung findet. Während die Ligula später fast immer mehrschichtig wird, setzt sich der schmale Scheidenteil bei den meisten Arten nur aus Ober- und aus Unterepidermis zusammen. Die Unterepidermis enthält bei sehr vielen Arten Gerbstoffidioblasten, über die in einer früheren Mitteilung berichtet wurde (THIELKE 1956). Die gleichen Idioblasten sind inzwischen auch bei diesen Arten im Mesophyll der Laubblätter und im Parenchym der Sproßachse gefunden worden, wie es schon WALDHEIM (1949) für andere Arten beschrieben hat.

Die entwicklungsmechanischen Vorgänge bei der Entstehung der erwähnten Bastfasern sollen ausführlicher für *Carex acutiformis* dargestellt werden; eine vergleichende Betrachtung anderer Arten wird anschließend folgen.

2. Entstehung epidermaler Bastfasern[1] bei *Carex acutiformis* Ehrh.

Wie früher berichtet, entsteht diese dünne Scheidenflanke durch die Tätigkeit einer Reihe von Scheitelzellen. Jede einzelne Zelle gibt dabei wie bei den zweischneidigen Scheitelzellen vieler Moose und wie bei den Zellen am Rande der Knospenschuppen von *Carya bucklei* (Foster 1935) basalwärts abwechselnd nach innen und nach außen schräge Segmente ab, so daß eine zweischichtige Gewebeplatte entsteht (Abb. 2b und c). Ab und zu findet eine Teilung der Scheitelzellen in radialer Richtung statt und führt damit zur Verbreiterung der ganzen Fläche (Abb. 2a). Die inneren Tochterzellen teilen sich sofort in radialer Richtung (Abb. 2c); damit hat die Innenepidermis bald die doppelte Anzahl von Zellen, die aber nur halb so breit sind wie die der Außenschicht. Hat dieser Scheidenteil eine Länge von etwa 2—3 cm erreicht, dann erlischt die meristematische Tätigkeit der Scheitelkante, ihre Zellen bekommen papillöse Ausstülpungen, die sich zu kurzen Borstenhaaren entwickeln und damit ausdifferenziert werden. Eine gleiche Entwicklung erfährt auch der Rand der Ligula, der am älteren Blatt ebenfalls die direkte Fortsetzung der Scheidenkante bildet. Das weitere Wachstum geschieht mit Hilfe einer basalen embryonalen Zone. Die Zellen der inneren Epidermis strecken sich längs, teilen sich praktisch nur in zwei Richtungen, so daß kontinuierliche Reihen längsgestreckter Zellen zustande kommen, wie sie noch am erwachsenen Blatt nachzuweisen sind. Die Zellen der Außenepidermis haben außerdem anfangs noch unterschiedliche Teilungsrichtungen, so daß ein recht regelloses Zellmuster entsteht, bei dem die Zellen aber vorwiegend quergestreckt sind. Regelmäßige Längsreihen quergestreckter Zellen finden sich immer im mittleren Bereich dieses Scheidenbezirkes. In einiger Entfernung von der Scheitelkante beginnt auf der Außenseite die Lage der zukünftigen Faserzellen dadurch deutlich zu werden, daß sich bestimmte Zellzüge zu einem fiederartigen Muster formieren. Sie sind zunächst an ihrer dichten Lagerung und besonders starken Querstreckung zu erkennen und daran, daß das Gewebe an diesen Stellen dreischichtig geworden ist. Die Zellen der dazwischenliegenden Räume strecken sich weniger stark quer, werden auch öfter längs geteilt und ergeben damit ein unregelmäßiges Zellnetz (Abb. 4). Durch Teilung und Längsstrekkung dieser Zellen kommt es zu einer Lageveränderung der die Fieder-

[1] Der Begriff „Bastfaser" wird hier in der von Haberlandt (1879, S. 4) gegebenen Bedeutung verwendet.

struktur bildenden Zellen derart, daß die anfangs fast quer orientierten Zellen zu einer schrägen Stellung gelangen. Diese Zellen sind es nun, die durch Teilung parallel zur Oberfläche die Initialen der späteren Faserzellen erzeugen und damit eine lokal begrenzte Mehrschichtigkeit

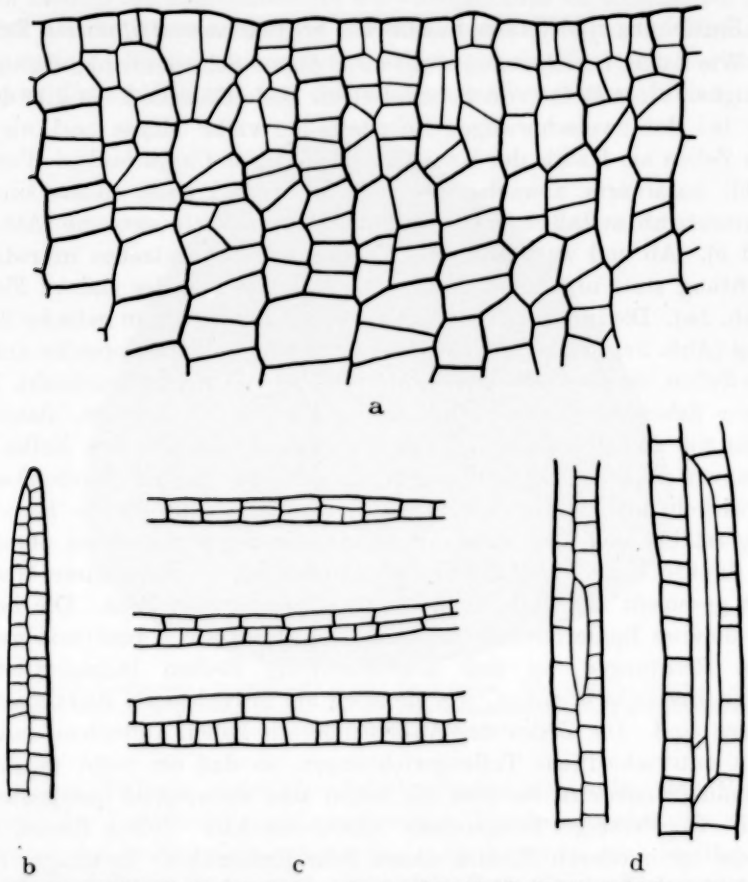

Abb. 2a—d. a Scheitelkante einer 3 mm langen Scheidenflanke in Aufsicht von außen, 400×; b Scheitelkante der zweischichtigen Scheidenflanke im Längsschnitt, 400×; c Scheitelkante im Querschnitt 5, 10 und 50 μ unterhalb der Scheitelzellreihe. Die Außenseite ist jeweils nach oben gerichtet, 400×; d die zweischichtige Scheidenflanke im Längsschnitt. Zwei Stadien der epidermalen Entstehung von Faserzellen. Die Außenepidermis liegt rechts, 400×

auf der sonst zweischichtigen Scheidenflanke hervorrufen. In diesem Stadium wird die Fiederstruktur recht gut sichtbar (Abb. 3 und 4).

An Querschnitten betrachtet, erscheinen die ersten zur Faserbildung führenden tangentialen Teilungen auf der Mitte der Scheidenflanke. Sie finden oft allein in einer Zelle der Unterepidermis statt, manchmal sind auch mehrere benachbarte Zellen daran beteiligt. Die innere

Tochterzelle wird durch weitere Teilungen zu einem Faserbündel, das mehrere Zellen stark werden kann (Abb. 5a—d). Diese Zellen verlängern sich und verholzen später. Die äußere Tochterzelle nimmt an der Differenzierung nicht teil. Sie kann sich noch häufiger quer und weniger oft längs teilen (Abb. 3) und dadurch der starken Streckung der Faserzellen folgen, behält aber trotzdem Epidermischarakter bei.

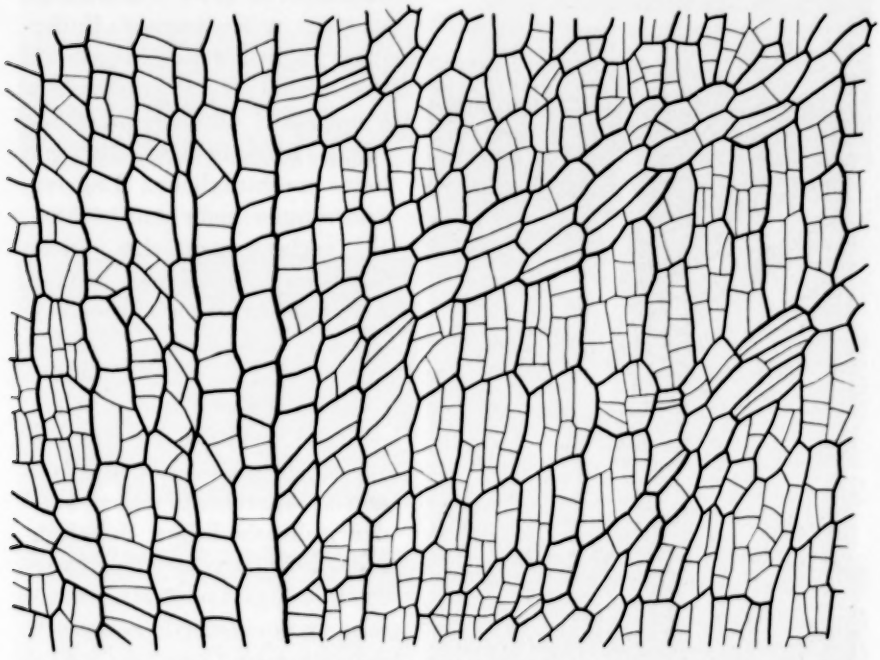

Abb. 3. Ausschnitt aus einer 5 mm langen Scheidenflanke (s. Abb. 4). Die Fiederstruktur der zukünftigen Faserbündel ist an der Orientierung der Deckzellen zu erkennen. Die „Mittelrippe" wird durch zwei relativ wenig geteilte Zellreihen halblinks markiert. 400 ×

Die sekundären Epidermiszellen werden zu Deckzellen eines Faserbündels und sind meist etwas flacher als ihre Nachbarzellen (Abb. 5d). wie es auch Haberlandt bei *Papyrus antiquorum* (Tafel I, Fig. 8 u. a.) und Linsbauer bei *Eriophorum vaginatum* (S. 19, Abb. 6) dargestellt haben. An ausgewachsenen Organen sind diese Epidermiszellen wieder zu Längsreihen angeordnet und gleichen in Größe und Membranwellung den benachbarten und beide gleichen denen des Oberblattes. Der histogenetische Zusammenhang mit den Fasern ist dann nicht mehr zu erkennen.

Diese Entwicklungsvorgänge erfolgen, solange die Scheitelkante tätig ist, akropetal. Durch die vorliegende Fiederstruktur ist die Möglichkeit einer Verbreiterung sehr wohl gegeben. Wenn dagegen die

Weiterdifferenzierung der Scheide ohne wesentliche Verbreiterung ausschließlich durch das bei Monocotylen-Blättern übliche Basalmeristem vor sich geht, entstehen diese Fasern nur noch basipetal. Dieses geschieht wohl zu einem Zeitpunkt, an dem die Scheide in bezug auf die Zellzahl ihre endgültige Breite erlangt hat. In der Außenepidermis befinden sich dann alle Zellen nur noch in Längsreihen. Bei Scheidenstreifen von etwa 3 mm Länge werden in bestimmter Entfernung voneinander in diesem meristematischen Bezirk weitere Faserzellen parallel zur Oberfläche abgegliedert, die nun keine nachträglichen Lageveränderungen mehr durchführen. Sie verlaufen an den beiden Rändern zueinander parallel und sind ohne Zusammenhang mit den vorhandenen. Mit dem Dickerwerden der Zellwände setzt auch eine Verholzung ein.

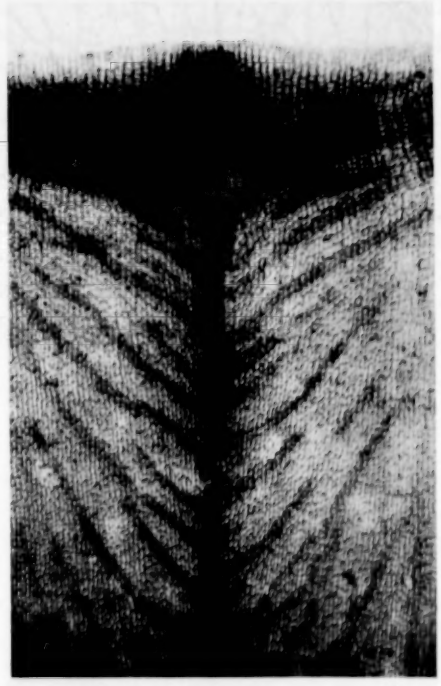

Abb. 4. Ausschnitt aus einer 5 mm langen Scheidenflanke. Die Fiederstruktur der zukünftigen Faserbündel ist bereits zu erkennen

Im Gegensatz zu der hier geschilderten Entwicklung können die Sklerenchymfaserbündel der mehrschichtigen Scheidenteile und die des Oberblattes unabhängig von der Epidermis rein subepidermal entstehen. Sie kommen hier einmal in Zusammenhang mit den Leitbündeln als „Mestombelege" vor; dann bilden sie sich stets aus subepidermalem Gewebe; zum anderen treten sie mit diesen alternierend auf, so daß mindestens eines auf Lücke steht. Bei den letzteren kann nun die Entstehung eine verschiedene sein. Manchmal finden die zur Faserbildung führenden Zellteilungen wie im ersten Fall nur innerhalb des subepidermalen Gewebes statt; häufiger aber sind die ersten Teilungen in der Epidermis, und anschließend folgen solche in unmittelbarer Nachbarschaft in den daruntergelegenen Zellen (Abb. 5e). Auf diese Weise kommen sog. zusammengesetzte Sklerenchymfaserbündel zustande, wie sie HABERLANDT (S. 12ff.) für die Gattung *Cyperus* mehrfach beschrieben hat. Bei den Niederblättern, die praktisch nur aus dem Unterblatt bestehen, hat die bei den Laubblättern übliche Differenzierung

nicht stattgefunden; dort pflegen alle 3 Seiten der Scheide stärker abgerundet und mehrschichtig ausgebildet zu sein. Durch das hier vor-

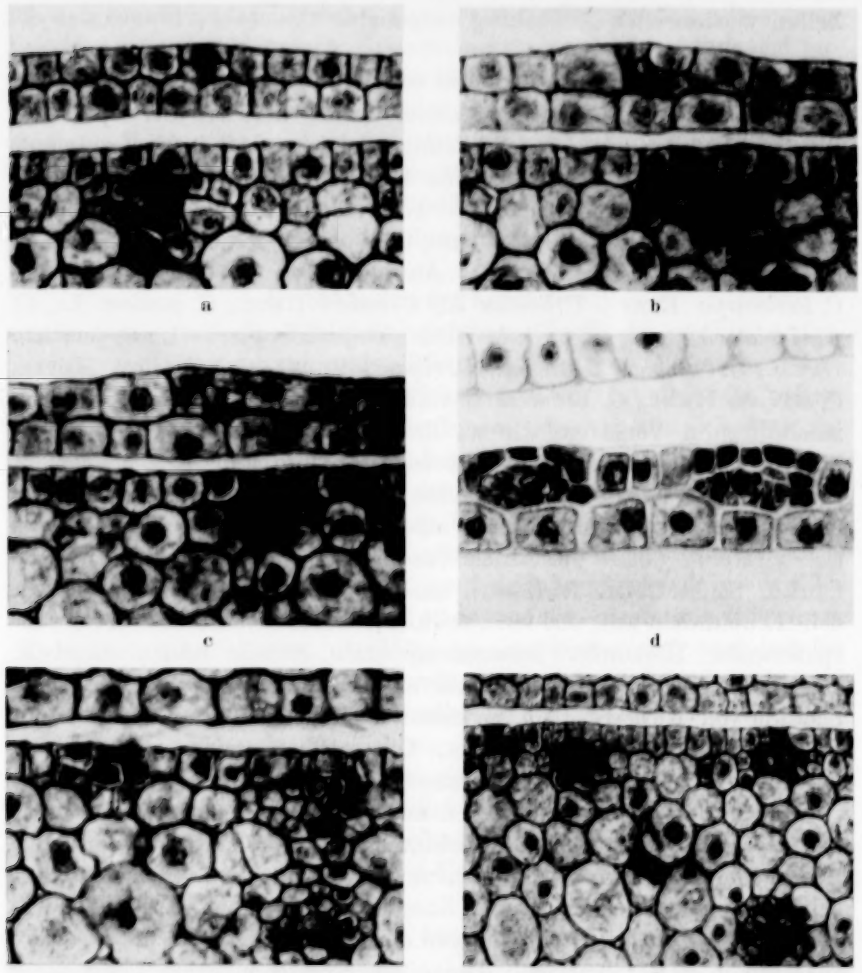

Abb. 5a—f. a Anfangsstadium der Bildung eines Faserbündels. Perikline Teilung in der Außenepidermis auf der Mitte einer Scheidenflanke. b Junges Bastfaserbündel in der Außenepidermis der Scheidenflanke im Querschnitt. c Junges Bastfaserbündel in der Außenepidermis im Querschnitt. d Epidermales Bastfaserbündel in einem späteren Stadium, Differenzierung zwischen Faser- und Deckzellen erkennbar. e Teilungen in der Außenepidermis und subepidermalen Zellage einer mehrschichtigen Scheidenflanke, rechts ein rein subepidermales Faserbündel im Zusammenhang mit einem jungen Leitbündel. f Entstehung von subepidermalen Faserbündeln auf der Außenseite einer mehrschichtigen Scheide

handene Mesophyll wäre grundsätzlich ebenso wie im Oberblatt die Möglichkeit einer Faserentstehung unterhalb der Oberhaut gegeben;

trotzdem finden sich daneben noch perikline Aufteilungen in der Epidermis, die zur Bildung von Bastfaserbündeln zwar beitragen, sie jedoch nicht ausschließlich erzeugen, denn die benachbarten subepidermalen Zellen werden etwa gleichzeitig aufgeteilt.

3. Entstehung von Bastfasern in der Scheide anderer Cyperaceen

Bastfasern werden bei Cyperaceen überall dort aus der Epidermis entstehen müssen, wo eine aus 2 Zellagen bestehende Scheide vorkommt. Solche zweischichtige Scheiden, die Faserbündel enthalten, sind beobachtet worden bei: *Carex arenaria* L., *C. aurea* NUTT., *C. binervis* SM., *C. canescens* L., *C. crus corvi* SHUTL., *C. cyperoides* L., *C. flacca* SCHREB., *C. flava* L., *C. gmelini* HOOK et ARN., *C. hirta* L., *C. inflata* HUDS., *C. lasiocarpa* EHRH., *C. limosa* L., *C. oederi* RETZ., *C. panicea* L., *C. paniculata* JUSTEN, *C. pendula* HUDS., *C. pseudocyperus* L., *C. punctata* GAUD., *C. reticulata* PETERM., *C. riparia* CURT., *C. stolonifera* HOPPE, *C. strigosa* HUDS., *C. vesicaria* L. und *C. vulpina* L. Die entwicklungsmechanischen Vorgänge, die zu ihrer Bildung ablaufen, sind nicht überall von mir näher studiert worden, dürften prinzipiell aber nicht von den oben mitgeteilten Befunden abweichen. Die fiederartige Verteilung der Faserbündel scheint allerdings nicht häufig zu sein. Bei *Carex vulpina* gibt es epidermale Fasern nur in der schmalen Scheidenflanke. Sonst treten Bastfasern ausschließlich in Zusammenhang mit den Leitbündeln auf und sind dort, wie bei *C. acutiformis*, stets subepidermaler Herkunft. Zusammengesetzte Bündel fehlen ebenfalls. Das gleiche gilt für *C. arenaria*, die aber auch auf der mehrschichtigen Scheide von Niederblättern vereinzelt zwischen den Leitbündeln epidermale Faserbündel haben kann. Dem schließen sich auch *C. flacca* und *C. flava* und *Eriophorum angustifolium* an.

Bei *Carex acutiformis* und den anderen obengenannten Arten sind die beschriebenen schmalen Scheidenflanken durchweg zweischichtig; sie gehen nur im Bereich der basalen Insertionsstelle zu Mehrschichtigkeit über. Diese mehrschichtige Zone ist bei Niederblättern besonders groß. Bei *Carex disticha* ist dagegen der entsprechende Bezirk bei allen Blättern in seiner gesamten Länge mehrschichtig, führt Chlorophyll und Leitbündel. Anfangs ist auch wie bei den anderen *Carex*-Arten eine Reihe von Scheitelzellen tätig. Doch setzen unmittelbar unterhalb dieser Scheitelkante in der Außenepidermis Zellteilungen in perikliner Richtung ein (Teil I, Abb. 6c), so daß die Mehrschichtigkeit allein durch Teilungsvorgänge in der Unterepidermis erzeugt wird. Subepidermale Bastfasern entstehen zwar etwas später auch, doch stehen sie stets in Zusammenhang mit den Leitbündeln. Die Epidermis verhält sich in dieser Hinsicht passiv.

Bei *Cyperus alternifolius* sind sämtliche Fasern sowohl der Hochblätter als auch der Niederblätter subepidermaler Herkunft. Dagegen

ist bei *Cyperus papyrus* L. (= *Papyrus antiquorum*) die Epidermis in hohem Maße an der Ausbildung von Bastfasern beteiligt. Am Schaft der Inflorescenz treten nach HABERLANDT (1879) Bastfaserbündel auf, die sich sowohl aus epidermalen als auch aus subepidermalen Derivaten herleiten, sie sind demnach zusammengesetzter Natur. Rein epidermale Bildungen beschreibt er für die Hochblätter der Inflorescenzen, das gleiche kann ich für die Niederblätter anführen. Auffällig ist, daß sie in dieser Form nicht nur auf der Blattunterseite, sondern auch auf der Oberseite vorkommen. Ist die Blattfläche nur zweischichtig, wie auf der einen Seite der scheidigen Niederblätter, dann finden die zur Sklerenchymfaserbildung führenden Teilungen wiederum nur in der Außenepidermis statt.

4. Diskussion der Ergebnisse

In bezug auf die Fähigkeit, sich zur Oberfläche periklin aufzuspalten, verhalten sich die beiden Blattepidermen von *Carex* sehr unterschiedlich. Bei dem besprochenen Scheidenteil verfügt allein die Außenepidermis über diese Fähigkeit, die Innenepidermis teilt sich stets nur antiklin. Am übrigen Blatt verhalten sich die beiden Epidermen in dieser Hinsicht ähnlich. Nur auf der Blattunterseite kann die Epidermis an der Bildung von Bastfaserbündeln, die zwischen den Leitbündeln liegen, beteiligt sein. Auf der Blattoberseite treten perikline Teilungen lediglich im Bereich der späteren Ligula auf. In gleicher Weise wie bei dem schmalen Scheidenrand vergrößert sich die Ligula mit Hilfe einer Kante von Scheitelzellen. Auffällig ist nun wieder, daß auch bei der Ligula, die meist mehrschichtig wird, die abwechselnd nach innen und nach außen abgegebenen Tochterzellen sich ebenso verhalten, wie die des Scheidenrandes, mit dem sie auch räumlich zusammenhängen: die innere Zellage bleibt einschichtig, während die nunmehr entstandene Außenepidermis, die der Innenseite des Oberblattes zugewendet ist, allein das Mehrschichtigwerden der Ligula verursacht. Für die Lokalisierung der Oberhaut als Ober- oder Unterepidermis ergeben sich danach folgende Möglichkeiten:

1. Diese Differenzierung kann bereits bei der Hervorwölbung eines jungen Blattprimordiums erfolgen. Der obere Rand (d. h. der höchste Punkt) einer Blattanlage wäre dann die nicht sehr scharf definierte Grenze zwischen der nach innen gerichteten Oberepidermis und der nach außen gewendeten Unterepidermis. Die Ligula wäre damit eine zusätzliche Bildung der Oberseite allein, die anzeigt, daß der Epidermischarakter an diesem Ort nicht sehr streng determiniert sein kann, da ja noch eine weitere Differenzierung möglich ist. Diese Grenze ist in dem mit Scheitelkante wachsenden Scheidenteil recht genau kenntlich. Alle nach innen abgegebenen Segmente bilden die Oberepidermis, die nach außen gebildeten Zellen liefern die Unterepidermis. Im Bereich der Übergangszone zwischen den beiden Blatteilen mit unterschiedlichem

Randwachstum ist der Verlauf der Grenze zwischen Ober- und Unterepidermis allerdings sehr schwer zu deuten.

2. Im 2. Fall würde diese Determinierung zu Ober- oder Unterepidermis überall erst bei der Segmentbildung der Scheitelzellreihe vorgenommen. In dem schmalen Scheidenteil erfolgt die Differenzierung bereits von Anfang an, während sie im Bereich der Blattanlagenmedianen erst sehr spät, d. h. an einem Blatt von etwa 5 mm Länge in einer Höhe von etwa 50 μ auftritt. An solchen älteren Blättern steht die Scheitelkante der Scheidenflanke in kontinuierlichem Zusammenhang mit der Scheitelzellreihe der Ligula, und nach Erlöschen ihrer Teilungstätigkeit erfolgt in beiden Fällen eine ganz ähnliche Umbildung zu Dauerzellen. Danach wäre das gesamte Oberblatt von der morphologischen Unterepidermis überzogen und könnte ein Homologon zum Schwertfortsatz der Iridaceen darstellen (THIELKE 1948b). Damit ist auch in diesem Zusammenhang ein Anschluß hergestellt an die früher vertretene Meinung, daß bei vielen Monocotylen die eigentliche Blattspitze in der Ligula zu suchen sei, während das Oberblatt dem sekundären dorsalen Auswuchs etwa von *Allium cepa* u. a. bzw. der Vorläuferspitze von *Dracaena deremensis* u. a. entspräche. Diese Auffassung, die ich im Zusammenhang mit der Entstehung mancher unifacialer Blattorgane (1948b, S. 176) ausgesprochen habe, wird — soweit es die Tatsachen angeht — auch von TROLL (1955) vertreten und mit weiteren neuen Beispielen belegt. Die in Anlehnung an die Darstellung der Blattentwicklung bei *Iris* von GOEBEL (1884) weiterhin verwendeten Termini „primäre" und „sekundäre Blattspitze" die schon früher als nicht ganz korrekt empfunden wurden (1948b, S. 170), müssen jedoch nun einer Korrektur unterzogen werden, da sie als zu eng gefaßt zu Mißverständnissen Anlaß geben könnten. Die zeitliche Folge des Auftretens dieser meristematischen Zonen eines Monocotylenblattes kann, wie am Beispiel von *Iris* und einigen Gramineen mitgeteilt, sehr verschieden sein. Und so sollte deshalb von der Spitze des Unterblattes (= primäre Blattspitze bei *Iris* im Sinne von GOEBEL) und von Oberblattspitze (= sekundäre Spitze im Sinne von GOEBEL) die Rede sein. Damit ist es auch hinfällig geworden, von einer eigentlichen Blattspitze zu sprechen, denn der Terminalpunkt eines Blattes kann, zumal in den verschiedenen Altersstadien, von unterschiedlicher morphologischer Wertigkeit sein. Die Ligula ist demnach die Spitze des Unterblattes, und diese wäre, wenn man histologischen Tatsachen Beweiskraft für morphologische Konzeptionen zuerkennen will, bei vielen Formen an dem gleichartigen Randwachstum zu erkennen. Ein solches Randwachstum findet sich nun im gesamten Bereich des Unterblattes von *Carex*. In dieser Hinsicht verhalten sich die geprüften Vertreter dieser Gattung ebenso wie die meisten Gramineen.

3. Unter Verzicht auf jede morphologische Deutung, die in vielen Fällen nur Abstraktion sein kann und daher immer die Gefahr einer subjektiven Betrachtung einschließt, lassen die hier geschilderten Vorgänge eine ganz andere Darstellungsweise zu. Bei bewußter Beschränkung auf histologisch erkennbare Tatsachen scheint die Abgrenzung von Ober- und Unterepidermis gegeneinander dann nicht mehr wesentlich. Wichtig können aber die Lagebeziehungen, das Milieu, in dem sich diese Dinge abspielen, sein. Dazu lassen sich einige Feststellungen treffen, die im Anschluß an die von Bünning und Sagromsky (1948) vorgetragene Auffassung vielleicht von allgemeinerer Bedeutung sein können.

Die Epidermis geht vor allem dort zu einer Teilungstätigkeit in perikliner Richtung über, wo sie nicht von Mesophyll unterlagert ist. Das ist nur in dem erwähnten Teil der Scheide und in der jugendlichen Ligula der Fall. Diese Teilungen führen zur Bildung von Bastfaserbündeln. Solche Fasern entstehen nicht epidermal, wenn auch die dünnere Scheidenseite — wie bei *Carex disticha* — unmittelbar unterhalb der Scheidenkante mehrschichtig wird, obgleich auch diese Mehrschichtigkeit auf Kosten der Außenepidermis allein entstanden ist. Im Bereich des Oberblattes gehen Bündel von anatomisch gleicher Qualität niemals allein aus der Epidermis hervor, sondern sie entstehen nach den bisher bekannten Fällen stets unter Mitwirkung von subepidermalen Zellen (bei *C. acutiformis*) oder allein aus subepidermalem Gewebe. Bei allen untersuchten Cyperaceen bilden sich die Faserbelege der Leitbündel nur subepidermal. *Gewebe gleicher Herkunft verhalten sich also je nach ihrer topographischen Situation verschieden.* Daß eine isolierte Lage häufig eine aktivere Wachstums- und Teilungstätigkeit mit sich bringt, ist durch viele Beispiele bekannt geworden. Eine physiologische Isolierung liegt auch dann vor, wenn die Oberhaut von einem in bezug auf die Ergrünungsfähigkeit idiotypisch unterschiedlichem Gewebe unterlagert ist. So kann bei *Pelargonium zonale* var. *Freak of Nature* im status *albocordatus* eine dermatogene Mesophyllbildung einsetzen, die bei genetisch gleicher Beschaffenheit der Epidermis im status *albonucleatus* fehlt. Und so hat die grüne Oberhaut von *Dracaena deremensis* var. *Bausei*, die durch 2 Zellagen albicaten Gewebes von idiotypisch gleichem Gewebe getrennt ist, eine viel stärkere Teilungstätigkeit und erzeugt infolge davon einen breiteren grünen Randstreifen als die var. *Warneckei*, bei der die grüne Epidermis durch nur eine albicate Zellage davon geschieden ist (Thielke 1948a).

Ob die Tatsache, daß perikline Teilungen bei *Carex* nur in der Außenepidermis vorkommen, auch ursächlich mit dieser Lage zusammenhängt, scheint zwar möglich, wäre aber nur experimentell beweisbar. Die von der Scheitelkante nach beiden Seiten abgegebenen Segmente verhalten

sich schon von Anfang an verschieden. Nur die Zellen der Innenseite vollführen die radialen Teilungen (Abb. 2c), und zwar sowohl bei der Scheide als auch auf der Ligula. Als Ausnahme wäre *Cyperus papyrus* zu nennen, wo epidermale Bastfasern in großer Zahl auf Ober- und Unterseite von Nieder- und Hochblättern vorkommen. *Cyperus longus* dagegen hat epidermale Bündel auf der Ober- und subepidermale auf der Unterseite.

Für die Lokalisation dieser periklinen Teilungen innerhalb der äußeren Epidermis ergeben sich also noch keine Anhaltspunkte. Bei Betrachtung der sekundären Bastfaserbildung durch das Basalmeristem sieht es so aus, als würden die sonst für Meristemoide charakteristischen Minimalabstände eingehalten, denn mit Verbreiterung dieser Scheidenteile werden auch neue Faserbündel eingezogen. Für die anfänglich gebildete Fiederung läßt sich kausal ebenfalls nichts aussagen. Andere *Carex*-Arten kommen ja ohne eine solche Fiederung aus, dort verlaufen die Fasern völlig parallel zueinander und erscheinen auch zuerst auf der Mitte der Scheidenfläche.

Wie es HABERLANDT für 3 *Cyperus*-Arten gezeigt hat, so haben wir auch in der Gattung *Carex* ein Beispiel dafür, daß die Zellen der Epidermis nicht nur dazu determiniert sind, allein „Epidermis" zu werden. Sie haben außerdem die Fähigkeit, unter bestimmten Gegebenheiten Bastfasern zu erzeugen. Wichtig scheint die Tatsache zu sein, daß dabei eine beliebige Epidermiszelle nicht direkt zur Sklerenchymfaser wird, sondern daß sie stets zuvor eine Teilung durchführt, wie sie bei vielen Differenzierungsvorgängen zu finden ist (BÜNNING und SAGROMSKY 1948). Von der differentiellen Teilung, die bei der Bildung der Schließzellmutterzelle stattfindet, unterscheidet sich dieser Vorgang dadurch, daß die Teilung, was Größe und Inhalt der Tochterzellen betrifft, völlig äqual verläuft (Abb. 5a). Doch werden die äußere Tochterzelle bzw. deren Teilungsprodukte regelmäßig zu sekundärer Epidermis, und die Abkömmlinge der inneren zum Faserbündel. Ein weiterer Unterschied liegt in der Tatsache, daß hier eigentlich nur bedingt eine Meristemoidbildung vorliegt. Die sich periklinal teilenden Zellen sind nicht isolierte Orte wiederauflebenden Plasmawachstums, denn im benachbarten Bereich findet sich gleichzeitig eine lebhafte Teilungstätigkeit (Abb. 3). In bezug auf die Teilungsrichtung allein würde dieser Vorgang sowohl räumlich als auch zeitlich isoliert ablaufen, wie es für ein Meristemoid gefordert werden muß, denn perikline Teilungen kommen sonst in dem zweischichtigen Bereich der Scheide nicht vor.

Die Bastfasern sind andererseits auch keine spezielle Bildung der Epidermis. In einem anderen Milieu gehen sie in qualitativ gleicher Ausbildung aus subepidermalen Zellen hervor; aber auch dann gibt es vorher wieder eine erneute Zellteilung.

Um die Potenzen von *Carex*-Epidermiszellen überhaupt zu prüfen, sollte eigentlich nach der Isolierung die Kultur solcher Zellen versucht werden. Solange solche Versuche nicht vorliegen, könnte man den epidermalen Scheidenbezirk als Experiment der Natur betrachten. In morphologischer Hinsicht ist die Epidermis wenigstens partiell isoliert, und in dieser Isolierung zeigt sie die Entfaltung weiterer Potenzen, die im Zusammenhang mit dem Mesophyll bei einigen Arten nur spärlich, bei anderen gar nicht zutage getreten wären. Bisher sind keine zweischichtigen Scheidenstreifen bekannt geworden, die außer den Sklerenchymfasern auch Leitbündel enthalten. Nach Haberlandt (1879, S. 68) läßt sich diese Tatsache damit erklären, daß im Gegensatz zu den rein mechanisch festigenden Elementen die Leitbündel die Peripherie meiden und nach innen streben. So wie aber die Scheide durch perikline Teilungen in der Epidermis mehrschichtig wird, wie es der Fall bei *Carex disticha* ist, dann können in ihr auch Leitbündel entstehen.

Die geschilderte epidermale Spaltung ist sicher nicht nur auf die beschriebenen Gattungen beschränkt, sondern findet sich sehr wahrscheinlich auch bei vielen anderen Cyperaceen. In den verschiedenen Arbeiten Holms über Cyperaceen lassen u. a. die Fig. 3 von *Carex stipata* (1899c), Fig. 1—3, 10, von der Gattung *Fimbristylis* (1899b), Fig. 2—4 von *Lipocarpha* (1899a) die Deutung von der epidermalen Entstehung der Stereombündel zu. Die Entwicklungsgeschichte ist dort nicht geschildert. Esenbeck, der einige Arten von *Scirpus* und *Isolepis gracilis* beschreibt (1915), bringt Abbildungen von Laubblattquerschnitten, aus denen hervorgeht, daß dort wahrscheinlich eine ebensolche Spaltung stattgefunden hat (vgl. die Fig. 40—43, 47, 49, 51, 55, 58 und 59). Die Entwicklungsgeschichte wurde in histologischer Hinsicht nicht dargestellt. Schließlich finden sich auch bei Eames (1949, Fig. 9, 12 und 25) Darstellungen von Blattquerschnitten mit Bastfaserbündeln in der Blattepidermis, bei denen die epidermale Entstehung wahrscheinlich ist.

Zusammenfassung

Bei *Carex acutiformis* wächst die der Blattanlagenmediane gegenüberliegende Scheidenseite anfangs mit Hilfe einer Scheitelkante, deren Zellen durch abwechselnd nach innen und nach außen abgegebene Tochterzellen Ober- und Unterepidermis dieser nur zweischichtigen Gewebeplatte aufbauen. Die Bastfaserbündel dieses Scheidenbezirkes entstehen durch perikline Teilungen allein in der Außenepidermis. In dieser Situation zeigt die Epidermis ein anderes Verhalten als dann, wenn sie von Mesophyll unterlagert ist.

Literatur

Bünning, E., u. H. Sagromsky: Die Bildung des Spaltöffnungsmusters in der Blattepidermis. Z. Naturforsch. **3**b, 203 (1948). — Buvat, R.: Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. Ann. Sci. natur. Bot., XI. sér. **5**, 1; **6**, 1 (1944/45). — Cross, G. L.: A comparative histogenetic study of the bud scales and foliage leaves of Viburnum opulus. Amer. J. Bot. **25**, 246 (1938). — Eames, A. J.: Comparative effects of spray treatments with growth-regulating substances on the nut grass, Cyperus rotundus L., and anatomical modifications following treatment with butyl 2,4-dichlorphenoxyacetate. Amer. J. Bot. **36**, 571 (1949). — Esenbeck, E.: Beiträge zur Biologie der Gattungen Potamogeton und Scirpus. Flora (Jena) **107**, 151 (1915). — Foster, A. S.: Structure and behaviour of the marginal meristem in the bud scales of Rhododendron. Amer. J. Bot. **24**, 304 (1937). — Goebel, K.: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Handbuch der Botanik, herausgeg. von A. Schenk, Bd. **3**, S. 99. Breslau 1884. — Haberlandt, G.: Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems. Leipzig 1879. — Hanstein, J.: Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Bonn 1868. — Holm, Th.: Studies in the Cyperaceae. IX. The genus Lipocarpha R. Br. Amer. J. Sci. **7**, 171 (1899a). — Studies in the Cyperaceae. X. Fimbristylis Vahl.; an anatomical treatise of North American species. Amer. J. Sci. **7**, 435 (1899b). — Studies in the Cyperaceae. XI. On the abnormal development of some specimens of Carex stipata Mohl, caused by Livia vernalis Fitch. Amer. J. Sci. **8**, 105 (1899c). — Linsbauer, K.: Die Epidermis. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. IV, Teil 2, 1. Abt., Berlin 1930. — Pfitzer, E.: Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. III. Über die mehrschichtige Epidermis und das Hypoderma. Jb. wiss. Bot. **8**, 16 (1872). — Rösler, P.: Histologische Studien am Vegetationspunkt von Triticum vulgare. Planta (Berl.) **5**, 28 (1928). — Stant, M. Y.: The shoot apex of some monocotyledons. I. Structure and development. Ann. of Bot., N. S. **16**, 115 (1952). — Thielke, Ch.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und zur Physiologie panaschierter Blätter. Planta (Berl.) **36**, 2 (1948a). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte unifacialer Blätter. Planta (Berl.) **36**, 154 (1948b). — Gerbstoffidioblasten in der Scheide von Carex. Protoplasma (Wien) **47**, 145 (1956). — Über Differenzierungsvorgänge bei Cyperaceen. I. Bau des vegetativen Vegetationskegels und die Anfangsstadien der Blattentwicklung. Planta (Berl.) **48**, 564 (1957). — Waldheim, W.: Differentialfärbung mit Rhodamin B. Darstellung der Gerbstoffzellen im Carex-Blatt. Mikroskopie (Wien) **4**, 46 (1949).

Doz. Dr. Charlotte Thielke, Pflanzenphysiologisches Institut
der Freien Universität Berlin, Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Str. 1—3

Planta, Bd. 49, S. 47—60 (1957)

Aus den Botanischen Staatsinstituten Hamburg

CHROMATOGRAPHISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE WUCHSSTOFFE DER HAFERKOLEOPTILE

Von

EDITH RAADTS und HANS SÖDING

Mit 4 Textabbildungen

(Eingegangen am 2. Januar 1957)

Einleitung

Die Frage nach der chemischen Natur des natürlichen Wuchsstoffes der Haferkoleoptile ist noch nicht restlos beantwortet. Als sicher erscheint, daß es sich um einen Indolkörper handelt, Indolessigsäure (IES) oder eine nahe verwandte Verbindung.

WILDMAN und BONNER (1948) erhielten mit dem extrahierten Koleoptilenwuchsstoff die Salkowski-Reaktion und hielten ihn daher für IES. REINERT (1950) schloß sich ihnen auf Grund der übereinstimmenden Wirkungskurven und der Empfindlichkeit des Koleoptilenwuchsstoffes gegen Erbsenenzym an. SÖDING und RAADTS (1953) stellten fest, daß der aus der Koleoptilenspitze *diffundierende* Wuchsstoff säureempfindlich und laugenstabil ist, in Übereinstimmung mit der IES. Weitere Beobachtungen sprachen aber gegen eine Identität des natürlichen Diffusionswuchsstoffes mit reiner und freier IES. Er schien nämlich auch in sehr kleiner Menge noch mit Äther ausschüttelbar zu sein, während dies mit IES nicht mehr gelang, weiter im Gegensatz zur IES widerstandsfähig zu sein gegen das Abdampfen mit Ammoniumhydroxyd und nach zahlreichen auch von uns bestätigten Versuchen mehrerer Autoren ein höheres Molekulargewicht zu besitzen als die IES. Wir schlossen daher, daß es sich bei dem natürlichen Wuchsstoff wohl um einen verwandten Indolkörper oder um ein Gemisch eines solchen mit IES handeln müsse. Die beiden letzten Argumente haben aber inzwischen eine Beeinträchtigung ihres Wertes erlitten. Weitere Versuche, die hier im einzelnen nicht angeführt werden sollen, haben uns nämlich inzwischen gezeigt, daß die Verhältnisse beim Abdampfen und möglicherweise auch beim folgenden Wiederaufnehmen von Wuchsstoffen ziemlich verwickelt liegen und noch nicht klar zu übersehen sind. Beistoffe können eine wichtige Rolle spielen; Glucose z. B. kann die IES beim Abdampfen schützen. Auch bei Zusatz von NH_4OH kann die IES das Abdampfen überstehen. Ob das höhere Molekulargewicht des natürlichen Wuchsstoffes wirklich sicher nachgewiesen ist, könnte auch bezweifelt werden nach der Auffindung von Hemmstoff in der

Koleoptile, der in den Molekulargewichtsbestimmungen leicht stören und ein höheres Molekulargewicht vortäuschen könnte. Aber es ist doch wohl wenig wahrscheinlich, daß die beobachtete Differenz zwischen dem Molekulargewicht des natürlichen Wuchsstoffes und der IES ganz auf dieser Fehlerquelle beruhte.

Zur Lösung dieser Fragen empfiehlt sich die Papierchromatographie. TERPSTRA (1953), und FRANSSON und INGESTAD (1955) finden damit in der Koleoptile *nur* IES. Allerdings traten in TERPSTRAS Versuchen mit Extraktionswuchsstoff Schwänze auf, die nach ihr darauf beruhen sollen, daß IES auf dem Papier langsam aus einer komplexen Bindung frei gemacht wird. Bei Verwendung von Diffusionswuchsstoff treten die Schwänze nicht auf. In unseren papierchromatographischen Untersuchungen erhalten wir nun, im Gegensatz zu diesen Autoren, neben der IES noch einen weiteren, noch nicht identifizierten Wuchsstoff. In vorläufiger Form ist dieses Ergebnis von uns bereits mitgeteilt worden (1953 und 1956). Auch RAMSHORN (1955) gibt, gleichfalls in vorläufiger Form, an, chromatographisch in der Haferkoleoptile neben der IES noch einen weiteren Wuchsstoff gefunden zu haben.

Methodik

Die in diesen Versuchen benutzten Hafersorten waren Siegeshafer (Dippe) sowie Carsten 7. Unterschiede im Verhalten der beiden Sorten zeigten sich nicht. Wie in unseren früheren Versuchen (1953) gewannen wir den Wuchsstoff durch $1^1/_2$stündige Diffusion aus 1000—1500 Koleoptilspitzen in doppelt destilliertem Wasser. In einigen Versuchen wurden auch Koleoptilspitzen im Mörser mit etwas Wasser zerrieben. Nach verschieden langem Stehen (vgl. bei den betreffenden Versuchen) wurde der Rückstand nochmals nachgewaschen. In allen Fällen wurde die wuchsstoffhaltige Flüssigkeit abgedampft, ursprünglich auf dem Wasserbad, später bei 50° im Vakuum, was die Ergebnisse jedoch nicht veränderte. Der Rückstand wurde mit möglichst wenig Wasser aufgenommen und als feiner Strich auf das Chromatographierpapier aufgetragen, vielfach unter gleichzeitiger Verwendung eines Föhns. Wir benutzten das Papier von Schleicher & Schüll 4339b, wegen seiner kurzen Laufzeit auch teilweise Schleicher & Schüll 602 H.P. Zum Nachweis von Hemmstoffen war ein vorheriges Auswaschen des Papiers erforderlich, da es Stoffe enthielt, die auf die Testpflanzen wachstumshemmend wirkten. Wie aber an anderer Stelle dargelegt werden soll, zeigte sich, daß dabei mitunter nur ein Teil der Hemmstoffe entfernt werden konnte.

Als Lösungsmittel benutzten wird folgende Gemische: Äthanol/Wasser/Ammoniak 70 : 25 : 5; Isopropanol/Wasser/Ammoniak 80 : 15 : 5; wassergesättigtes Butanol/Ammoniak 100 : 100 : 10; Wasser/Ammoniak 95:5.

Das Ammoniak enthält 25 Vol.-% NH_3. (Da das Ammoniak die Rf-Werte nicht beeinflußte, verwendeten wir mitunter auch nur die Alkohol/Wasser-Gemische.)

Nach Auftragen der zu prüfenden Substanz auf das Chromatographiepapier hängten wir dieses am Abend in das Chromatographiegefäß, ließen die Atmosphäre sich über Nacht sättigen und gaben am folgenden Morgen, ohne Öffnung des Gefäßes, durch den durchbohrten Deckel die Chromatographieflüssigkeit zu. Die Chromatographie erfolgte absteigend bis zu einer Länge von etwa 20 cm, bei 22° C.

Neben der natürlichen Substanz lief meist zum Vergleich IES, wobei die beiden Bahnen wenigstens in den späteren Versuchen durch einen 0,5 cm breiten herausgeschnittenen Streifen getrennt waren, um seitliche Ausbreitung der IES zu verhindern. Es zeigte sich nämlich, daß ein geringer „Querlauf" der IES durchaus möglich ist mit Konzentrationen, die zwar keine Farbreaktionen mehr ergeben, auf die die Wuchsstoffteste aber noch ansprechen (auf diese Fehlerquelle machte uns Herr RAMSHORN aufmerksam).

Nach dem Trocknen wurden die Chromatogramme in 2,5 cm lange Abschnitte zerlegt, die 2 Std mit 20% Alkohol ausgewaschen wurden. Es folgte das Abdampfen (anfänglich auf dem Wasserbad, später jedoch ohne Änderung der Ergebnisse wieder bei 50° im Vakuum). Dann wurde der Rückstand mit einigen Tropfen von 20% Alkohol auf Agarwürfel gebracht und im Haferkrümmungstest geprüft, an wenigstens 3 Testpflanzen je Serie.

Mitunter benutzten wir auch den Zylindertest (Serien von 10 Testzylindern), zunächst unter Verwendung von Agarwürfeln (vgl. SÖDING (1952), später mit etwas vereinfachter Methodik, wie sie ähnlich auch KEFFORD (1955) verwandt hat. Wir ließen dabei das Chromatogramm nur etwa 10 cm weit laufen, nahmen es nur 1 cm breit und zerteilten es in 10 je 1 cm^2 große Abschnitte. Jeder Abschnitt wurde dann in 4 Streifen geschnitten und zusammen mit 0,2 cm^3 Wasser in eine kleine Paraffinwanne gegeben. In jeder Wanne waren 10 senkrecht stehende Glasnadeln befestigt, die als Halter für die Testzylinder dienten. Diese wurden invers auf die Glasnadeln gesteckt und tauchten so mit der apikalen Schnittfläche in das Wasser, in dem sich die Streifen des Chromatogramms befanden. Ein besonderes Eluieren des Chromatogramms und die dadurch entstehenden Substanzverluste werden so vermieden. Wie auch sonst beim Zylindertest wurde der Zuwachs einer markierten Zone an den Testzylindern mit Hilfe des Horizontalmikroskops gemessen.

Ergebnisse

Unsere Versuche ergaben die Anwesenheit zweier Wuchsstoffe in der Haferkoleoptile. Der eine, stets anzutreffende Wuchsstoff ist offenbar identisch mit IES; der andere, in zahlreichen, aber nicht allen Versuchen erhaltene, ist seiner chemischen Natur nach noch unbekannt. — Weiter traten in den Chromatogrammen Hemmungswirkungen auf, über die an anderer Stelle berichtet werden soll.

Der 2. Wuchsstoff ist anscheinend eine recht labile Substanz, die wir nur in einem Teil der Versuche nachweisen konnten. Er liefert meist auch nur geringere Krümmungen bzw. Wachstumsförderungen als die IES. Alle Versuche, ihn durch Änderung der Methodik (Diffusion oder Extraktion mit Alkohol oder heißem Wasser)[1]; Abfangen in gepufferter Lösung; Einengen des Wuchsstoffes oder Abdampfen bei 100 oder 50°; Anzucht der Pflanzen in Licht oder Dunkelheit; Haferkrümmungstest oder Zylindertest) sicher zu erfassen, blieben zunächst vergeblich. Schließlich stellte sich dann doch heraus, daß man ihn aus *zerriebenen* Koleoptilspitzen meist erhält, selbst, wenn nur 300 Pflanzen als Ausgangsmaterial genommen werden.

[1] Extraktion mit 80% Alkohol oder heißem Wasser ergab in den bisherigen Versuchen *nur* IES.

Tabelle 1. *R_f-Werte der beiden Wuchsstoffe in verschiedenen Lösungsmitteln*
Die Werte sind Mittel aus mehreren Einzelversuchen

	1. Wuchsstoff (IES)	2. Wuchsstoff
Äthanol/Wasser/Ammoniak	0,74	0,20[1]
Isopropanol/Wasser/Ammoniak	0,55	0,25
Wassergesättigtes Butanol/Ammoniak	0,29	0,70[1]
Wasser/Ammoniak	~ 0,90	~ 0,50

[1] Der Wert zeigte starke Schwankungen.

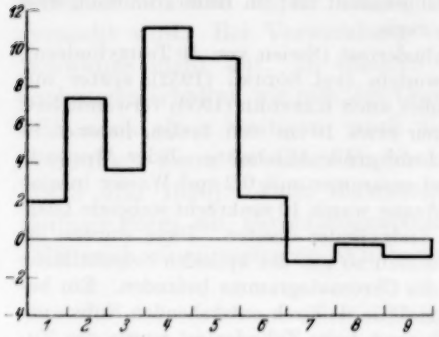

Abb. 1

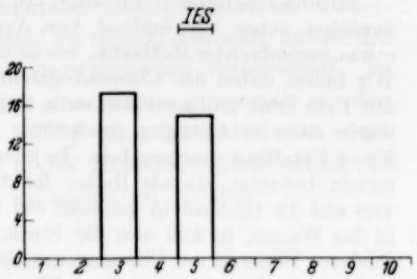

Abb. 2

Abb. 1. Chromatogramm von Koleoptilspitzendiffusat mit Isopropanol/Wasser 85:15. Abszisse: Zonen des Chromatogramms. Ordinate: Zuwachs von Koleoptilzylindern über die Kontrolle in Teilstrichen nach 2½ Std. Versuch vom 21. 5. 54

Abb. 2. Chromatogramm von mit Äther ausgeschütteltem Koleoptilspitzendiffusat mit Isopropanol/Wasser/Ammoniak 80:15:5. Abszisse: Zonen des Chromatogramms. Ordinate: Krümmungen im Hafertest in Grad. Oben: Stellung von IES im Vergleichschromatogramm. Versuch vom 15. 6. 53

Daß unser 2. Wuchsstoff mit dem Auxinkomplex TERPSTRAS (1953) identisch ist, der in ihren Versuchen die Schwanzbildung hervorrief, halten wir für unwahrscheinlich, denn in unseren Chromatogrammen waren die beiden Wuchsstoffe, vor allem bei Verwendung von Äthanol, durch eine lange leere Zone voneinander geschieden. Es handelt sich aber offensichtlich um dieselbe Substanz, die auch RAMSHORN (1955) gefunden hat und für die er bei Wasserchromatographie einen R_f-Wert von 0,5—0,6 beobachtete. Wir hielten diesen Wuchsstoff unter dem Eindruck unserer ersten Versuche für eine zwar labile und daher wohl von einigen Autoren übersehene, aber doch aktive Substanz. Eine genauere Untersuchung zeigte uns jedoch, daß diese letzte Annahme wahrscheinlich nicht richtig ist (vgl. S. 56).

Dieser 2. Versuchsstoff ist, wie aus weiteren Versuchen hervorgeht, wie die IES mit Äther aus dem angesäuerten Rohdiffusat ausschüttelbar. Zwei Versuche mit Spitzendiffusat, das mit Äther ausgeschüttelt worden war, ergaben bei nachfolgender Chromatographie Krümmungswerte

von 17,6 und 26,4° für den 2. Wuchsstoff, 15,0 und 16,3° für die IES (Diffusat von je 500 Spitzen je Testpflanze). Vielleicht ist der zweite Wuchsstoff also noch besser in Äther löslich als die IES.

Die früher (1953) von uns gemachte Beobachtung, daß der natürliche Haferwuchsstoff im Gegensatz zur IES mit Äther auch in kleiner Menge leicht ausschüttelbar ist, während das nach der Behandlung mit heißer 1n NaOH nicht mehr gelingt, kann so gedeutet werden, daß aus dem 2. Wuchsstoff durch Kochen mit Lauge IES abgespalten wird. Man kann nach dieser Behandlung, ebenso wie bei der IES, kleine Wuchsstoffmengen nur noch mit Chloroform ausschütteln.

Wir prüften nun einige Verbindungen, die Derivate der IES sind oder in IES übergehen können, auf ihre Identität mit dem 2. Wuchsstoff. Stowe und Thimann (1954) wiesen die Indolbrenztraubensäure in Maiskörnern nach. Sie hat nach ihnen bei der Chromatographie mit Isopropanol zwar einen sehr ähnlichen R_f wie unser gesuchter Wuchsstoff, mit Äthanol aber einen mit der IES fast übereinstimmenden, im Gegensatz zu unserem Stoff. Die amerikanischen Forscher halten es nun für möglich, daß unser unbekannter Wuchsstoff durch eine esterartige Bindung von je 2 Molekülen Indolbrenztraubensäure entstände. Eine solche Verbindung könnte durch Zerfall in Indolbrenztraubensäure und weiter in IES leicht Wuchsstoffaktivität erhalten; weiter hätte sie auch das nach den Diffusionsversuchen zu fordernde höhere Molekulargewicht. Wir konnten diese Verbindung aber noch nicht experimentell prüfen.

Weiter untersuchten wir das Indolazetamid. Die erhaltenen R_f-Werte waren:

Äthanol	0,79
Isopropanol	0,88
Butanol	0,81

Das chromatographisch gereinigte Präparat war im Haferkrümmungstest unwirksam (geprüfte Konzentration $2:10^5$). Dieser Stoff kommt nach den R_f-Werten als 2. Wuchsstoff nicht in Frage. Dasselbe gilt für das Indolazetonitril mit einem R_f-Wert von 0,93 und das Trytophol mit einem solchen von 0,92, beide in Butanol. (Das Tryptophol ist kein aktiver, sondern nur ein inaktiver, allerdings leicht aktivierbarer Wuchsstoff. Frisch geschnittene Koleoptilzylinder brauchen etwa 2 Std für diese Umwandlung.)

Da der 2. Wuchsstoff nun nicht identisch zu sein schien mit einer der Indolverbindungen, die als Zwischenprodukte zwischen Tryptophan und IES angesehen werden, vermuteten wir, daß er vielleicht eine labile Verbindung der IES mit einem Zucker oder einer Aminosäure sein könnte.

Eine Verbindung mit Zucker müßte an Kohle adsorbierbar sein und könnte dadurch von begleitender IES abgetrennt werden, die durch Schütteln mit Aktivkohle inaktiviert wird. Wir gingen bei unseren Versuchen nach der Methode von BROWN und Mitarbeitern (1949) vor. Tatsächlich zeigte sich dabei die erwartete Inaktivierung der IES durch die Aktivkohle, während der natürliche Haferwuchsstoff an die Kohle adsorbiert wurde und mit 96% Äthanol davon wenigstens teilweise wieder eluiert werden konnte. Nun ist aber bei dem natürlichen Wuchsstoffpräparat mit der Anwesenheit von Beistoffen wie etwa Zucker zu rechnen. Als wir nun die Versuche unter Zugabe von etwas Glucose wiederholten, schützte diese in einigen, aber nicht in allen Versuchen die IES vor der Inaktivierung. Vermutlich entspricht diese Schutzwirkung der Glucose derjenigen beim Abdampfen (vgl. S. 47). Die beiden Wuchsstoffe lassen sich also auf diesen Wegen nicht sicher voneinander trennen, ebensowenig wie durch Abdampfen. Vermutlich bildet sich eine IES-Zucker-Verbindung, wie sie auch RAMSHORN (mündliche Mitteilung) beobachtet hat. Ob auch der „2. Wuchsstoff" eine solche Verbindung ist, kann noch nicht gesagt werden.

Eine Verbindung von IES mit einer Aminosäure, und zwar mit Asparaginsäure, wurde von ANDREAE und seinen Mitarbeitern (ANDREAE und GOOD 1955; GOOD, ANDREAE und VAN YSSELSTEIN 1956; ANDREAE und VAN YSSELSTEIN 1956) beschrieben. Die Verbindung liefert bei Chromatographie mit Isopropanol/Wasser/Ammoniak (80:10:10) einen R_f von etwa 0,10. Wir erhielten mit etwas uns von Herrn ANDREAE freundlicherweise überlassener Substanz in unseren Gemischen die folgenden R_f-Werte:

Äthanol	0,43
Isopropanol	0,17
Butanol	0,01

Diese Substanz kommt danach ebenfalls für den 2. Wuchsstoff nicht in Frage. ANDREAE und GOOD geben weiter für das von ihnen beiläufig mituntersuchte Indolazetylasparagin bei Isopropanol einen R_f von 0,20 an, der mit dem unseres unbekannten Wuchsstoffes übereinstimmt. Sobald uns diese Substanz zur Verfügung steht, soll sie daher weiter geprüft werden.

Die Indolazetylasparaginsäure entsteht nach den genannten Arbeiten in den Geweben der verschiedensten Pflanzenarten dann, wenn diese mit IES behandelt werden. Wir legten uns gleichfalls die Frage vor, ob nicht auch der 2. Wuchsstoff etwa durch eine enzymatische Reaktion an den Schnittflächen der abgeschnittenen Spitzen erst aus der IES gebildet würde. Zur Prüfung dieser Frage ließen wir den Wuchsstoff von 1000 bzw. 750 Spitzen in Wasser diffundieren, dem 2 bzw. 3 γ chromatographisch vorher gereinigte IES zugesetzt waren. Gleichzeitig

liefen Kontrollen ohne IES-Zusatz. Die Spitzendiffusate mit und ohne zugesetzte IES wurden dann mit 70% Äthanol chromatographiert. Die Versuche lieferten aber kein eindeutiges Ergebnis, denn im 1. Versuch trat der gesuchte Wuchsstoff nur bei IES-Zusatz (mit 7° Krümmung im Hafertest) auf; im 2. Versuch war es gerade umgekehrt (3,7° Krümmung). Da die Diffusionsversuche vielfach aus unbekannter Ursache den 2. Wuchsstoff nicht anzeigen, machten wir 2 weitere Versuche, in denen je 300 zerquetschte Koleoptilspitzen 4 Std mit 2 cm^3 Aq. bid. mit bzw. ohne Zusatz von gereinigter IES und übrigens auch Asparagin stehengelassen wurden. Die nachfolgende Chromatographie erfolgte mit Isopropanol. Im 1. Versuch wurden 12 γ IES und 60 γ Asparagin zugesetzt, im folgenden die dreifache Menge. Im 1. Fall war bei IES-Zusatz, im 2. eher ohne den Zusatz die größere Menge des unbekannten Wuchsstoffes anwesend. Schließlich machten wir noch einen Versuch mit Zusatz von je 6 mg IES und Asparagin; während die Kontrolle ohne Zusätze normale Werte für den 2. Wuchsstoff (4,7 bzw. 2,7° in Zone 2 und 3) lieferte, gab die Behandlung +3,0 und 1,7° in den entsprechenden Zonen. Offensichtlich ist ein hemmend wirkender Stoff aufgetreten; für eine gesteigerte Menge des unbekannten Wuchsstoffes ergibt sich aber kein Hinweis. — Im ganzen schließen wir aus diesen Ergebnissen, daß der 2. Wuchsstoff nicht erst während der Versuche aus IES gebildet wird, sondern bereits in der Pflanze vorhanden ist.

Es mögen noch 3 Versuche erwähnt werden, in denen wir zerriebene Koleoptilspitzen (statt der üblichen 4 Std) 0 Std, 6 Std oder 21 Std stehen ließen und dann erst weiterverarbeiteten. Bei 6 und 21 Std Zwischenzeit erhielten wir zwar wohl IES (Krümmungen von 14 bzw 19° und 10° in 2 Zonen), den 2. Wuchsstoff aber nur andeutungsweise (Krümmungen bis zu 2°); bei 0 Std waren beide Wuchsstoffe vorhanden, wie meist auch bei 4 Std (gelegentlich blieb hier die IES oder der andere Wuchsstoff aus). Es macht also nicht den Eindruck, als stammte der 2. Wuchsstoff aus der IES, sondern es könnte eher das Umgekehrte zutreffen.

Weiter fragt sich nun, warum der 2. Wuchsstoff bei Anwendung der Diffusionsmethode nur in einem Teil der Versuche zu erhalten war — einige Autoren haben ihn ja auch übersehen —, während er bei der Reibselmethode anscheinend besser kam. *Vielleicht* hängt das damit zusammen, daß er ein höheres Molekulargewicht und eine entsprechend geringere Wanderungsfähigkeit besitzt und daher nur aus zerquetschten Geweben oder Zellen leicht zu gewinnen ist.

Es ist auffallend, daß für den 2. Wuchsstoff die R_f-Werte mit aufsteigender Alkoholreihe zunehmen. Das ist nach Stowe und Thimann (1954) charakteristisch für eine Reihe neutraler Verbindungen, während sich die von ihnen untersuchten Säuren umgekehrt verhielten. Wir

vermuteten daher, daß der 2. Wuchsstoff eine neutrale Substanz sei. Es müßte dann möglich sein, ihn aus alkalischer Lösung auszuschütteln. Wir versuchten dies mit Diffusat aus je 1500 Spitzen, das durch $NaHCO_3$ auf p_H 8 gebracht worden war. Zum Ausschütteln diente Chloroform; der Rückstand des abgedampften Chloroforms wurde in 3 Agarwürfel überführt. Es wurden 5 solche Versuche ausgeführt; 3 Versuche ergaben keinen Wuchsstoff, 1 Versuch ergab Krümmungen von 0, 0 und 7°, und 1 Versuch schließlich brachte eine Durchschnittskrümmung von 11,7° (Einzelwerte 10, 11 und 14°). — Nach dem Ergebnis dieser Versuche muß die Frage, ob der 2. Wuchsstoff eine neutrale Substanz ist, zunächst offenbleiben, doch ist es nach den R_f-Werten wohl unwahrscheinlich, daß eine starke Säure vorliegt (über die Bewertung von Ausschüttelungsversuchen vgl. S. 59).

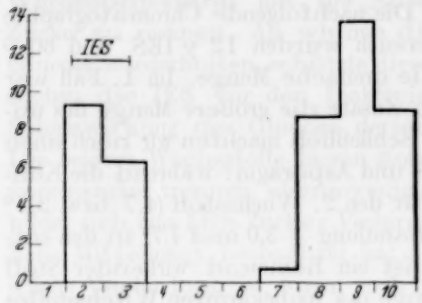

Abb. 3. Chromatogramm von alkalisch ausgeschütteltem Spitzendiffusat von Avena mit Butanol. Abszisse: Zonen des Chromatogramms. Ordinate: Krümmungen im Hafertest. Links oben: Stellung von IES im Vergleichschromatogramm. Versuch vom 19. 11. 55

In weiteren Versuchen chromatographierten wir nun diese (meist unwirksame) alkalische Fraktion. Jetzt traten wieder, wie im Rohextrakt, beide Wuchsstoffe auf, wenigstens in einem Teil der Versuche. Die Identifizierung erfolgte auf Grund der R_f-Werte in Isopropanol und Butanol. Als Beispiel sei ein Chromatogramm vom 19. 11. 55 angeführt (Abb. 3).

Übrigens wurde in einem Teil der Versuche mit Chromatographie der alkalischen Fraktion überhaupt kein Wuchsstoff erhalten.

Das Verständnis dieser Ergebnisse ist nicht ganz leicht. Als sicher erscheint, daß bei beiden Manipulationen wie Ausschütteln und Chromatographieren Verluste auftreten, auf denen jedenfalls mitunter das vollständige Verschwinden der Wuchsstoffwirkung beruht. Die IES dürfte theoretisch als Säure aus alkalischer Lösung nicht ausschüttelbar sein; sie ließ sich aber trotzdem in der Chloroformphase durch nachfolgende Chromatographie an Hand des R_f-Wertes in Butanol nachweisen. Wir nahmen daher zunächst an, daß die IES wohl erst nachträglich aus einer neutralen Vorstufe, die aus der alkalischen Lösung ausschüttelbar sein müßte, entstanden sei (vgl. unsere Mitteilung 1956). Nachdem wir nun aber auf die entscheidende Rolle der Beistoffe beim Abdampfen der Wuchsstoffe und bei ihrem Verhalten gegen Aktivkohle aufmerksam geworden sind, rechnen wir auch mit der Möglichkeit, daß sich aus IES und Beistoffen neutrale und entsprechend ausschüttelbare lockere Additions- oder Adsorptionsverbindungen bilden können, die

bei der folgenden Chromatographie die IES wieder freigeben. — Für den 2. Wuchsstoff gelten entsprechende Überlegungen.

Wir untersuchten nun weiter die Frage, ob in unseren Chromatogrammen noch eine inaktive Wuchsstoffvorstufe vorhanden sei. Der Krümmungstest und der Zylindertest lieferten aber fast stets übereinstimmende Werte, einerlei, ob beim Zylindertest die Messung des Zuwachses nach $2^1/_2$, 5 oder 20 Std zugrunde gelegt wurde. Dieses Ergebnis wurde immer wieder erhalten. Es ist also vollkommen sicher, daß in den Chromatogrammen in nennenswerten Mengen nur die beiden bereits gefundenen Wuchsstoffe vorhanden sind, aber keine weiteren inaktiven Vorstufen, die von den Testzylindern unter den Bedingungen des Zuwachstestes aktiviert werden könnten.

Tabelle 2. *Chromatographie von Spitzendiffusat mit Äthanol; Verstärkung der Krümmungen bei R_f-Werten um 0,20 durch Säurebehandlung*

Datum	Zahl der Spitzen je Testpflanze	Krümmungen im Hafertest	
		— Säurebehandlung	+ Säurebehandlung
16. 10. 54	250	0°	8,0°
5. 11. 54	250	0°	23,0°
19. 11. 54	200	3°	10,0°
9. 12. 54	500	1,3°	6,3°
21. 1. 55	250	0°	6,0°

Wir prüften nun weiter, ob vielleicht in den Chromatogrammen noch ein Stoff vorhanden sei, der durch milde *Säurebehandlung* in einen Wuchsstoff umgewandelt werden könnte. Dabei gingen wir so vor, daß wir die Eluate der einzelnen Chromatogrammabschnitte teilten. Je eine Hälfte jedes Abschnittes wurde durch Zitratpuffer (Eluat und auf $^1/_{10}$ verdünnte Pufferlösung wie 1:1) auf p_H 3 gebracht. Nach 15 Std wurde mit Chloroform ausgeschüttelt, abgedampft und der Rückstand auf Agarwürfel überführt. Die Kontrollhälften, die dieselbe Zeit mit entsprechendem Wasserzusatz gestanden hatten, wurden ohne Ausschüttelung abgedampft und anschließend in derselben Weise weiterbehandelt. In einigen Versuchen mit Butanol als Chromatographierflüssigkeit wurde der größeren Exaktheit halber auch bei ihnen eine Ausschüttelung aus angesäuerter Lösung eingeschaltet.

Benutzten wir nun Äthanol als Chromatographierflüssigkeit, so erhielten wir jetzt in den meisten Versuchen eine Wuchsstoffwirkung etwa in der Zone von 0,15—0,25, also an der Stelle, an der sich auch der 2. Wuchsstoff befindet. Diese Wuchsstoffwirkung trat auch dann auf, wenn, wie oft, der 2. Wuchsstoff bei der unbehandelten Kontrolle fehlte; war auch bei der Kontrolle eine Wuchsstoffwirkung an dieser Stelle vorhanden, so wurde sie durch die Säurebehandlung verstärkt (Tabelle 2).

Ein Chromatogramm mit Isopropanol zeigte entsprechend eine verstärkte Wuchsstoffaktivität bei R_f-Werten um 0,25, also wiederum etwa an der Stelle des 2. Wuchsstoffes (16,3° bei Säurebehandlung und 0° ohne Säurebehandlung).

Mit Butanol wurden 5 derartige Chromatogramme gemacht. In 4 Fällen wurden nur Krümmungen an der Stelle der IES, also bei R_f-Werten um 0,30, erhalten. Im 5. Versuch trat aber außerdem, und zwar nur bei der Säurebehandlung, eine Wuchsstoffwirkung bei einem R_f von 0,6 auf, also wiederum an der Stelle des 2. Wuchsstoffes (Abb. 4).

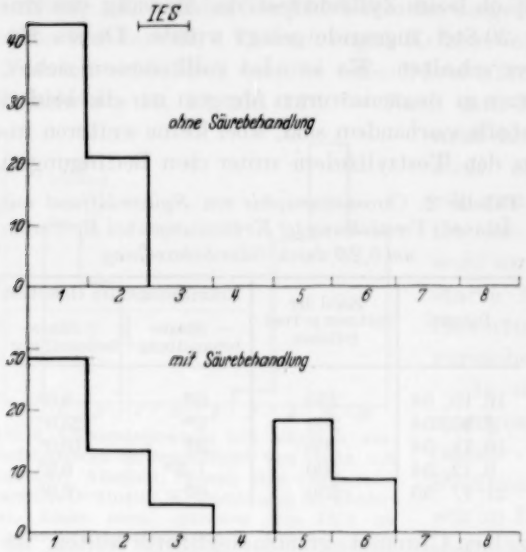

Abb. 4. Chromatogramme von je 750 Koleoptilspitzen mit Butanol ohne und mit Säurebehandlung der Eluate. Abszisse: Chromatogrammzonen. Ordinate: Krümmungen im Hafertest. Oben: Stellung von IES im Vergleichschromatogramm. Versuch vom 2. 11. 56

Wie diese Chromatogramme in 3 Lösungsmitteln zeigen, ist im Spitzendiffusat also ein inaktiver, aber durch milde Säurebehandlung zu einem Wuchsstoff aktivierbarer Stoff vorhanden. Warum er in den Butanolversuchen nicht öfter kam, können wir noch nicht sagen. Seine R_f-Werte stimmen in den 3 Lösungen überein mit denen des 2. Wuchsstoffes. Wir schließen daraus, daß beide Stoffe identisch sind. Der 2. Wuchsstoff ist demnach kein eigentlich aktiver Wuchsstoff, sondern er ist in den Chromatogrammen als inaktiver Stoff gelaufen und erst nachträglich, sei es durch die Säurebehandlung, sei es gelegentlich auch spontan, aktiviert worden.

Wir versuchten nun weiter die Wirksamkeit des Rohdiffusates, *ohne zu chromatographieren*, durch eine entsprechende Säurebehandlung zu steigern (2 Versuche). Das gelang jedoch nicht. Es mag dahingestellt bleiben, ob hier ein unglücklicher Zufall im Spiel war oder ob der durch die Säure neu entstandene Wuchsstoff gegenüber der vorhandenen IES mengenmäßig zu wenig ins Gewicht fällt.

Besprechung

Unsere Untersuchungen zeigen also im Diffusat der Haferkoleoptilspitzen (außer Hemmstoff) nur *einen* aktiven Wuchsstoff, die IES, und einen weiteren, ätherlöslichen, noch nicht identifizierten, sehr wahrscheinlich nur inaktiven Wuchsstoff, der aber offensichtlich durch

verschiedene Eingriffe wie z. B. Säurebehandlung, aber auch bereits durch das Eluieren der Chromatogramme oder die nachfolgende Weiterbehandlung wenigstens in manchen Fällen aktiviert werden kann. Wir hatten ursprünglich (1956) geglaubt, in unseren Versuchen einen zweiten aktiven, aber labilen Wuchsstoff neben der IES nachgewiesen zu haben, außerdem aber noch eine inaktive, durch Säurebehandlung leicht aktivierbare Wuchsstoffvorstufe. Die bereits damals beobachtete Übereinstimmung der R_f-Werte der beiden Substanzen in Äthanol hielten wir zunächst für einen Zufall. Nun zeigte sich aber weiter, daß auch die R_f-Werte in Isopropanol und Butanol für beide Stoffe übereinstimmen. Es ist danach wohl sehr wahrscheinlich, daß sie identisch sind. Man muß daher annehmen, daß in den Versuchen, die einen zweiten aktiven Wuchsstoff zu zeigen scheinen, bei der Elution der Chromatogramme oder der anschließenden Weiterbehandlung die sonst durch Säurebehandlung erzielte Aktivierung des inaktiven Stoffes bereits spontan erfolgt ist. Bei den Versuchen dagegen, in denen der 2. Wuchsstoff scheinbar fehlt, ist aus noch unbekannter Ursache entweder diese Umwandlung überhaupt nicht eingetreten oder aber bereits vor dem Chromatographieren erfolgt, so daß im Chromatogramm nur IES gelaufen ist. Die inaktive Verbindung muß also offensichtlich leicht aktiviert werden können, also eine ziemlich labile Substanz sein. Deshalb ist sie wohl in einigen Untersuchungen übersehen worden und tritt auch nur in einem Teil unserer Versuche auf.

In unseren Versuchen erscheint nun außer der IES kein weiterer aktiver Wuchsstoff. Die IES war dagegen fast immer vorhanden. Wir vermuten daher, daß der inaktive Stoff bei der Aktivierung IES liefert und in manchen Versuchen schon bei Beginn des Chromatographierens umgewandelt war. Ist diese Annahme richtig, so wäre die IES unserer Chromatogramme wenigstens teilweise ein Artefakt. Es wäre dann aber auch nicht möglich, etwa nach den Krümmungswerten in den Chromatogrammen das Mengenverhältnis der IES und des inaktiven Stoffes zu bestimmen. Die IES würde dabei zu günstig, der andere Stoff zu schlecht abschneiden.

In diesem Zusammenhang mag daran erinnert werden, daß neuerdings Housley und Bentley (1956) bei der Chromatographie von Kohlblättern und Britton, Housley und Bentley (1956) bei der von Tomatenwurzeln den Übergang eines Wuchsstoffes in einen oder zwei andere beobachtet haben. Bonde (1953) fand im Gewebesaft von Erbse und Kohl einen inaktiven Stoff, der durch Saft von *Avena*-Koleoptilen aktiviert werden kann. Nach den bisherigen Ergebnissen der Wuchsstoffchemie ist es jedenfalls klar, daß man es bei den Wuchsstoffen mit einer ganzen chemischen „Familie" (Nitsch 1955) von Stoffen zu tun

hat, die vielfach sehr leicht ineinander umgewandelt werden können. Alle chromatographischen Arbeiten können daher sicherlich nur mit sehr großer Kritik bewertet werden.

Unser inaktiver Wuchsstoff hat in Isopropanol etwa denselben Rf-Wert wie der „accelerator α", der nach Bennet-Clark und Kefford (1953) sowie Kefford (1955) in den verschiedensten Pflanzenteilen (Sprossen, Wurzeln, Maiskörnern, Kartoffelknollen und in Rhizomen) auftritt. Leider sind von diesen Autoren aber keine anderen Flüssigkeiten zum Chromatographieren benutzt worden, so daß ein sicherer Schluß, ob beide Substanzen identisch sind, nicht möglich ist. Housley und Bentley (1956) sind nun auf Grund ihrer Untersuchungen an Kohlblättern zu dem Schluß gekommen, bei dem „accelerator α" handele es sich wahrscheinlich um ein Artefakt, eine neutrale Substanz, die erst durch Erhitzen und nachfolgendes Ausschütteln mit $NaHCO_3$ in den Extrakten entstände. Haben diese Autoren recht, so kann der geschilderte inaktive Wuchsstoff der Haferkoleoptile nicht mit dem „accelerator α" identisch sein, denn wir finden diesen Wuchsstoff ja im *unbehandelten* Rohdiffusat. Weiter scheint er ja auch kein Artefakt zu sein.

Die Molekulargewichtsbestimmungen für den Diffusionswuchsstoff der Haferkoleoptile ergaben allgemein ein Molekulargewicht von 300 oder mehr. Das der IES beträgt aber nur 175. Wir vermuten daher, daß bei den Molekulargewichtsbestimmungen der inaktive Stoff miterfaßt worden ist und sich im weiteren Verlauf der Versuche in IES umgewandelt hat. Er müßte dann aber jedenfalls ein erheblich größeres Molekulargewicht als das der IES haben. Vermutlich ist er daher auch keine der Substanzen, die auf dem bisher angenommenen Abbauweg vom Tryptophan zur IES liegen, sondern eine Additionsverbindung der IES mit einer anderen Substanz, vielleicht einer Aminosäure oder einem Zucker oder vielleicht, nach Stowe und Thimann (1954), auch eine Verbindung von 2 Wuchsstoffsäuren miteinander. Es scheint sich um einen nativen Stoff der Haferkoleoptile zu handeln, nicht um ein erst unter den Versuchsbedingungen entstehendes Artefakt. Beim Zerfall dieser Verbindung würde dann die IES frei, und auf diesem Vorgang beruhte die Aktivierung. Es handelte sich um einen „gebundenen Wuchsstoff", nicht um eine Wuchsstoffvorstufe im eigentlichen Sinn. Ob dieser Stoff mit dem in der Koleoptile vom Korn zur Spitze aufsteigenden inaktiven Wuchsstoff identisch ist, ist wohl sehr zweifelhaft. Der aufsteigende Wuchsstoff besitzt ein Molekulargewicht um 170 (Raadts 1952) während das unseres Stoffes vermutlich höher ist. Wir nehmen daher einstweilen an, daß beide inaktiven Stoffe verschieden sind.

Ob dieser gebundene Wuchsstoff der Haferkoleoptile eine neutrale oder schwach saure Substanz ist, konnte noch nicht entschieden werden.

Das Ergebnis einiger Ausschüttelungsversuche deutet vielleicht auf die saure Natur dieses Stoffes hin; aber es fragt sich, ob Ausschüttelungsversuche mit natürlichen Diffusaten und Extrakten überhaupt einen sicheren Beweis für die saure oder nichtsaure Natur eines Wuchsstoffes erbringen können. Einmal muß man nämlich mit der Möglichkeit der Bildung eines sauren Stoffes aus einer nichtsauren Vorstufe oder umgekehrt während des Versuches rechnen, und ferner mit der Entstehung von Additions- oder Adsorptionsverbindungen des betreffenden Wuchsstoffes mit Beistoffen, die dann vielleicht ganz anders reagieren als der ursprüngliche Wuchsstoff und dadurch einen anderen Sachverhalt vortäuschen können. Auch kann nach HOUSLEY und BENTLEY (1956) bei Verwendung von $NaHCO_3$ zum Ausschütteln ein Wuchsstoff neu gebildet werden. Wir glauben daher, daß ebenso wie die chromatographischen Ergebnisse auch die von Ausschüttelungsversuchen nur sehr vorsichtig bewertet werden dürfen.

Zusammenfassung

1. Das Spitzendiffusat von *Avena*-Koleoptilen wurde chromatographisch untersucht.

2. Es wurde dabei gefunden: a) Indolessigsäure (IES); b) ein weiterer inaktiver, noch nicht identifizierter Wuchsstoff; c) Hemmstoff.

3. Der unter 2b genannte Stoff ist eine ätherlösliche, neutrale oder schwach saure Verbindung, die sehr labil ist und wohl deshalb nur in einem Teil der Versuche zu beobachten war. Vermutlich handelt es sich um eine Additionsverbindung der IES oder eines verwandten Stoffes mit einer anderen Substanz. Sie kann durch milde Säurebehandlung (Stehen bei p_H 3 eine Nacht über) aktiviert werden. Auch beim Arbeiten mit diesem Stoff scheint die Aktivierung vielfach spontan einzutreten.

4. Es wird auf einige Fehlerquellen hingewiesen, die bei der Auswertung von chromatographischen Untersuchungen (S. 57), Ausschüttelungsversuchen (S. 59), Adsorptionsversuchen (S. 52) und Abdampfversuchen (S. 47) zu beachten sind. Die Gegenwart von Glucose kann bei Adsorptions- und Abdampfversuchen auf die IES schützend wirken.

Diese Untersuchung wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Joachim-Jungius-Gesellschaft in Hamburg unterstützt. Fräulein M. WAGNER danken wir für die Ausführung eines Teiles der Versuche.

Literatur

ANDREAE, W. A., and N. E. GOOD: Plant Physiol. **30**, 380 (1955). — ANDREAE, W. A., and M. W. H. VAN YSSELSTEIN: Plant Physiol. **31**, 235 (1956). — BENNET-CLARK, T. A., and N. P. KEFFORD: Nature (Lond.) **171**, 645 (1953). — BONDE, E. K.: Bot. Gaz. **115**, 1 (1953). — BRITTON, G., S. HOUSLEY and J. A. BENTLEY:

J. of Exper. Bot. **7**, 239 (1956). — Brown, R., A. W. Johnson, E. Robinson and A. R. Todd: Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **136**, 1 (1949). — Fransson, P., and T. Ingestad: Physiol. Plantarum (Copenh.) **8**, 336 (1955). — Good, N. E., W. A. Andreae and M. W. H. van Ysselstein: Plant Physiol. **31**, 231 (1956). — Housley, S., and J. A. Bentley: J. of Exper. Bot. **7**, 219 (1956). — Kefford, N. P.: J. of Exper. Bot. **6**, 129, 245 (1955). — Nitsch, J. P.: Plant Physiol. **30**, 33 (1955). — Raadts, E.: Planta (Berl.) **40**, 419 (1952). — Ramshorn, K.: Ber. dtsch. bot. Ges. **68** (25) (1955). — Reinert, J.: Z. Naturforsch. **5b**, 374 (1950). — Söding, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952. — Söding, H., u. E. Raadts: Planta (Berl.) **43**, 25 (1953). — The chemistry and mode of action of plant growth Substances. Herausgeg. von R. L. Wain u. F. Wightman. London 1956. — Stowe, B. B., and K. V. Thimann: Arch. of Biochem. and Biophysics **51**, 499 (1954). Terpstra, W.: Proefschrift, Utrecht 1953. — Wildman, S. G., and J. Bonner: Amer. J. Bot. **35**, 740 (1948).

Dr. Edith Raadts,
Staatsinstitut für angewandte Botanik, Hamburg 36, Bei den Kirchhöfen 14
Prof. Dr. Hans Söding,
Staatsinstitut für allgemeine Botanik, Hamburg 36, Jungiusstr. 6

Planta, Bd. 49, S. 61—90 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

DIE INDUKTION DER POLARITÄT BEI DER SPORE VON EQUISETUM*

Von

WOLFGANG HAUPT

Mit 20 Textabbildungen

(Eingegangen am 24. Dezember 1956)

1. Einleitung

Die umfassende Untersuchung MOSEBACHS (1943) hat grundsätzliche Fragen der Polaritätsinduktion durch Licht bei *Equisetum*sporen geklärt. So verdanken wir ihm nicht nur Daten über den Schwellenwert der wirksamen Beleuchtungsstärke, über die Abgrenzung des wirksamen Spektralbereiches, über die Unterschiedsempfindlichkeit bei antagonistischer Beleuchtung oder über den allgemeinen Verlauf der sensiblen Phase, sondern auch den eindeutigen Nachweis, daß die Lichtempfindlichkeit für die Polaritätsinduktion im Cytoplasma und nicht etwa in den Chloroplasten oder gar im Kern liegt.

Eine Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist es, die Abhängigkeit der Induktion von der Lichtquantität und -qualität weiter zu analysieren.

Doch ergeben sich noch neue Fragestellungen, deren Beantwortung unseren Einblick in das Polaritätsproblem vertiefen könnte. So ist z. B. noch fast nichts bekannt über den Einfluß verschiedener Entwicklungsbedingungen wie Temperatur und chemische Zusammensetzung des Substrats auf die durch Licht ausgelösten Polarisierungsvorgänge.

Solche *ungerichteten* Wirkungen dürfen natürlich nicht verwechselt werden mit der unmittelbar polarisierenden Wirkung, die diese physikalischen und chemischen Faktoren bei *Fucus* als Gradienten, also *gerichtet* ausüben können (LOWRANCE 1937: Temperatur-Gradient; WHITAKER und BERG 1944: Gradient eines Stoffwechselgiftes; OLSON und DU BUY 1937: IES-Gradient).

Hier soll nun ebenfalls die vorliegende Untersuchung einsetzen und zunächst die Frage klären, ob die Induktion von den physikalischen und chemischen Bedingungen, unter denen die Belichtung stattfindet, abhängig ist. Aber auch die Entwicklungsbedingungen, denen die Spore von der Aussaat bis zur induzierenden Belichtung ausgesetzt ist, könnten die Induktion beeinflussen, indem sie den Ablauf der sensiblen Phase

* Habilitationsschrift der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Tübingen.

modifizieren. Diese Möglichkeit soll ebenfalls geprüft werden. Da die Induktion nicht sofort zu einer stabilen Polarität führt (MOSEBACH; vgl. auch die Untersuchungen KNIEPS 1907 an *Fucus*), ist ferner zu untersuchen, ob und in welchem Ausmaß sich die Stabilisierung der labilen Polarität experimentell beeinflussen läßt. Schließlich ist noch die Frage von Interesse, ob die Stabilisierung durch die Induktion in Gang gesetzt wird, gleichgültig in welchem Abschnitt der sensiblen Phase die Belichtung erfolgt, oder ob die Stabilisierung an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebunden ist, unabhängig vom Zeitpunkt der Belichtung (und damit der Induktion).

2. Material und Methode

Wegen der sehr beschränkten Haltbarkeit der *Equisetum*sporen war es nicht nur unmöglich, alle Versuche mit einheitlichem, an einem Tag geerntetem Material durchzuführen, sondern es war auch unvermeidlich, Sporen verschiedener Arten zu verwenden. Da jede Art ihre besonderen Eigenschaften hat, deren methodische Vor- und Nachteile sich je nach Versuchsanordnung verschieden stark auswirken (Keimfreudigkeit, Keimgeschwindigkeit, Haltbarkeit, Auswachsen der Prothalliumzelle zum Protonema), mußten häufig einige Grundversuche wiederholt werden, um die Reaktionsfähigkeit des Materials zu prüfen. Dadurch konnten zahlreiche Versuchsergebnisse übereinstimmend an zwei oder mehr Arten gewonnen werden und erhielten so erhöhte Beweiskraft. Verwendet wurden: *Equisetum arvense*, *E. limosum*, *E. variegatum*, *E. hiemale* und *E. palustre*. *E. silvaticum* keimte zu schlecht und ungleichmäßig. Zwischen verschiedenen Sporenähren einer Art vom gleichen Standort waren keine Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit zu erkennen, wohl aber zwischen Material von verschiedenen Standorten. Es wurden daher innerhalb einer Art stets Sporen vom gleichen Standort verwendet.

Die Sporen wurden nach der Ernte trocken bei 5° C aufbewahrt; sie keimten und reagierten so 4—6 Wochen gleichmäßig, ohne daß die von RUMBERG (1932) beobachtete starke Verzögerung des Keimvorganges auftrat. Deshalb konnte darauf verzichtet werden, die von CASTLE (1953) ausgearbeitete Methode zu übernehmen, die umständlicher gewesen wäre und in Vorversuchen doch keine bessere Keimfähigkeit ergeben hatte.

Die Aussaat erfolgte bei diffusem Tageslicht nach der von MOSEBACH angegebenen Methode zwischen Agar ohne Zusätze. 1%iger Agar wurde auf Glasplatten von 35 × 37 mm ausgegossen und hatte unter den Sporen eine Dicke von etwa 1,5 mm, über den Sporen von etwa 1 mm. Die Glasplatten kamen in Petrischalen, die mit feuchtem Filtrierpapier versehen waren. Die Keimung der Sporen erfolgte bei 20 oder 25° im Rotlicht, das im wesentlichen die Wellenlängen 600—700 mμ enthielt. Als Lichtquellen dienten Osram-Leuchtstoffröhren HNT und HNW hinter einem Schottfilter OG 3 (4 mm); die Kulturen erhielten so eine Bestrahlung von etwa 2500 erg/cm²/sec. Spätestens $^1/_4$ Std nach der Aussaat kamen die Sporen in diese Bedingungen und verblieben da bis Versuchsende — abgesehen von der kurzen Zeit der Induktionsbelichtung und von den Fällen, in denen die Temperatur- oder Lichtbedingungen während bestimmter Zeitabschnitte variiert werden mußten.

Die Belichtung zur Induktion der Polarität erfolgte in der Dunkelkammer normalerweise bei 20° im Maximum der sensiblen Phase (3—4 Std nach der Aussaat; s. unten). Hierzu kamen die Platten in Glasträge, die bei längeren Belichtungszeiten mit feuchtem Filtrierpapier ausgeschlagen wurden. Belichtet wurde von

der offenen Seite des Troges mit schräg einfallendem parallelem Licht in leichter Abwandlung der MOSEBACHschen Versuchsanordnung (Abb. 1). Dadurch wurde ein weitgehend homogenes Lichtfeld gewährleistet, abgesehen von den Rändern der Platte, die bei der Auswertung unberücksichtigt blieben. Als Lichtquelle diente in den meisten Versuchen eine Niedervoltlampe (6 V, 5 A), deren Helligkeit durch einen Regeltrafo variiert werden konnte. Die Wärmestrahlen wurden durch ein Schottfilter BG 21 absorbiert. Für die UV-Versuche mußte eine Hg-Lampe verwendet werden (CS 150); hierbei konnte kein völlig paralleles Licht erzielt werden, doch wurde wiederholt durch getrennte Auswertung der lichtzugewandten und lichtabgewandten Seite der Platte sichergestellt, daß diese Inhomogenität des Lichtfeldes unberücksichtigt bleiben durfte.

Licht von begrenzten Spektralbezirken wurde im sichtbaren Bereich durch Interferenzfilter (Schott, Type JL), im UV durch Kombination verschiedener Schottfilter und Flüssigkeitsfilter hergestellt. Die Strahlungsmessung erfolgte

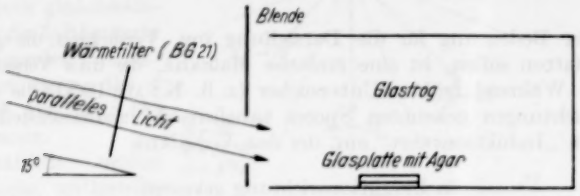

Abb. 1. Schematische Darstellung der Versuchsanordnung während der Belichtung

hierbei normalerweise in Energiemaß (Thermoelement); nur beim Vergleich nahe benachbarter Spektralbereiche wurde auch das Luxmeter verwendet, wobei dann die spektrale Empfindlichkeitsverteilung der Photozelle berücksichtigt wurde. Selbstverständlich konnte diese Art der Messung, die bequemer und im blauen Bereich empfindlicher ist, stets dann unbedenklich angewendet werden, wenn innerhalb ein und desselben engen Spektralbereiches (Interferenzfilter) die Intensität abgestuft werden mußte.

Sollten die Kulturen bestimmte Zeiten unter abweichenden Temperaturen im Thermostaten oder Kühlschrank gehalten werden, so wurde ein möglichst schneller und vollständiger Temperaturwechsel erreicht, indem die Glasplatten mit dem Agar für 10—15 min in Wasser der gewünschten Temperatur untergetaucht wurden. Entsprechend wurde bei Versuchen mit Stoffwechselgiften der Agar mit den Sporen $^1/_2$ Std in die Giftlösung gelegt und umgekehrt durch mehrmaliges Wässern das Gift wieder weitgehend ausgewaschen. Die Giftlösungen wurden stets auf den gleichen p_H-Wert eingestellt, der im reinen Agar vorlag (5,4—5,7).

Die Versuche konnten $1^1/_2$—4 Tage nach der Aussaat (je nach Art) mikroskopisch ausgewertet werden; dabei wurden die Sporen, die in der Gesichtsfeldebene gekeimt waren oder sich eindeutig in diese projizieren ließen, gezählt, und ihre Keimungsrichtung 8 Sektoren von je 45° zugeteilt (entsprechend den 24 Sektoren von MOSEBACH), bis eine Gesamtzahl von meist 200—300 je Platte erreicht war.

Normalerweise wurden alle Platten, die zu einem Versuch gehörten, innerhalb eines halben Tages ausgewertet. In besonderen Fällen hätte dies jedoch zu fehlerhaften Ergebnissen führen können. Wird nämlich ein Teil des Versuches gegenüber einem anderen Teil in der Entwicklung verzögert (z. B. durch Kälte), so sind bei gleichzeitiger Auswertung des ganzen Versuches jene weniger weit entwickelt als diese. Da aber jede Sporenpopulation einen relativ hohen Prozentsatz von Spätentwicklern enthält, die durch eine kurze Belichtung (im Maximum der sensiblen Phase der Normalentwickler) nicht so stark induziert werden wie die Normal-

entwickler, muß der Induktionsvektor (s. u.) um so kleiner ausfallen, je mehr diese Spätentwickler von der Auswertung mit erfaßt werden. Dies ist aber bei weiter entwickelten Populationen zwangsläufig der Fall. Diese Fehlermöglichkeit wurde deshalb dadurch ausgeschaltet, daß in den entscheidenden Versuchen die nicht verzögerten Gruppen zu einem späteren Zeitpunkt, in dem die Induktion nicht mehr beeinflußt werden konnte, der gleichen Entwicklungshemmung ausgesetzt wurden, so daß bei der Auswertung wieder alle Gruppen gleiches Entwicklungsstadium hatten, oder dadurch, daß die verzögerten Gruppen entsprechend später ausgewertet wurden.

Um ein als günstig erkanntes Sporenmaterial optimal ausnutzen zu können, war es notwendig, für die Auswertung Hilfskräfte hinzuzuziehen. Das erwies sich auch aus Gründen der Objektivität als zweckmäßig, da diese die Versuchsanordnung nicht kannten und daher niemals ein bestimmtes Ergebnis erwarteten. Selbstverständlich wurden stets alle zu vergleichenden Kulturen von der gleichen Person ausgewertet.

Von großer Bedeutung für die Darstellung von Versuchen, die quantitative Aussagen gestatten sollen, ist eine einfache Maßzahl, die das Versuchsergebnis kennzeichnet. Während frühere Untersucher (z. B. KNAPP 1931) die in den verschiedenen Richtungen gekeimten Sporen tabellarisch zusammenstellten, führte MOSEBACH den „Induktionswert" ein, der das Verhältnis

$$\frac{\text{in Induktionsrichtung gekeimt}}{\text{gegen Induktionsrichtung gekeimt}}$$

darstellt. Nur wenn ihm dieser Wert nicht genau genug war, griff auch er noch auf die Tabellenform zurück. Im Induktionswert werden nämlich alle Sporen, die nach der Licht(bzw. Schatten)-Hälfte keimen, gleich bewertet, gleichgültig ob sie 0 oder 80° von der Lichtrichtung abweichen. Ferner steigt der Induktionswert bei zunehmender Induktion nicht gleichmäßig an, sondern erst sehr langsam, später aber außerordentlich schnell bis zum Wert ∞ (auch logarithmische Darstellung kann diesen Nachteil nicht voll ausgleichen, besonders bei hohen Induktionswerten). Schließlich wird nicht berücksichtigt, daß auch unter den in Induktionsrichtung gekeimten Sporen solche sind, die rein zufällig in dieser Richtung keimen, unabhängig von der Induktion. Dies führte zu folgender Überlegung: Werden die Anzahlen der in jeder Richtung (bzw. in jedem 45°-Sektor) gekeimten Sporen als Vektoren aufgefaßt, dann muß bei Zufallsverteilung die Vektorsumme gleich Null sein. Ebenso muß bei nicht ideal vollständiger Induktion die Vektorsumme aller Nichtinduzierten gleich Null sein. Jede Abweichung einer Vektorsumme von Null muß daher, sofern sie außerhalb der statistisch zu erwartenden Streuung liegt und auf die Gesamtzahl der ausgewerteten Sporen bezogen wird, den Anteil der Sporen anzeigen, deren Keimungsrichtung nicht zufallsverteilt ist. Der Betrag der in der Induktionsrichtung liegenden Komponente dieses Vektors (in Prozenten zur Gesamtzahl ausgedrückt) soll „Induktionsvektor" (V) genannt werden. Abb. 2 zeigt die vektorielle Darstellung eines Versuchsergebnisses, aus der der „Induktionsvektor" entweder graphisch oder rechnerisch mit Hilfe einer einfachen Formel ermittelt werden kann. Die Querabweichung, die nur im Rahmen der statistischen Streuung von Null abweichen soll und daher zur Kontrolle exakter Versuchsbedingungen dienen kann, wird als „Quervektor" (v) bezeichnet; sie wird bei den Versuchsergebnissen nicht mit angegeben.

Der Induktionsvektor reduziert somit die Verteilung der Keimungsrichtungen auf die einfache Alternative „induziert" (p%) oder „zufallsverteilt" (q%). Dadurch wird es unter gewissem Vorbehalt möglich, die Formel der Ereignis-Statistik

anzuwenden $\left(\sigma = \sqrt{\frac{p \cdot q}{n}}\right)$. Aus dieser kann entnommen werden, daß zwei Induktionsvektoren signifikant verschieden sind, wenn ihre Differenz 10 bis 15 beträgt (3 σ-Grenze der Differenz). Die Erfahrungen über die Streuung gleichartiger Versuche bestätigen dies. Andere Möglichkeiten der statistischen Auswertung, die für jeden zu prüfenden Fall umfangreiche Rechenarbeit erfordern, ergaben in einigen probeweise durchgerechneten Beispielen keine grundsätzlich abweichenden Verhältnisse. Die Zweckmäßigkeit und Brauchbarkeit des Induktionsvektors zeigt sich auch in dem relativ gleichmäßigen Anstieg der Zahlenwerte mit zunehmender Induktion, wie es etwa Abb. 4 (S. 67) und Abb. 7 (S. 68) erkennen lassen.

Grundsätzlich werden nur Versuche mitgeteilt, die eindeutig reproduzierbar waren. Die Tabellen und Kurven enthalten niemals Mittelwerte aus mehreren Versuchen, sondern ein Versuchsergebnis, das für mehrere gleichartige charakteristisch ist.

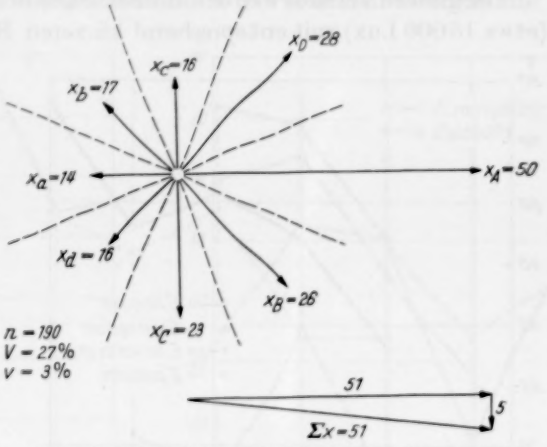

Abb. 2. Beispiel für die Auswertung eines Versuchsergebnisses. Die Ziffern (x) geben die Anzahl der in Richtung der einzelnen Sektoren gekeimten Sporen an. Sie sind graphisch durch Vektorenpfeile dargestellt. Ihre Vektorsumme (Betrag mit Σx bezeichnet) findet sich darunter und ist in die beiden Komponenten zerlegt, die — bezogen auf die Gesamtzahl n — den Induktions- und den Quervektor (V und v) angeben

3. Die Induktion

a) Die Lichtquantität

Eine genaue Kenntnis der Beziehungen zwischen Belichtungszeit, Belichtungsintensität und Induktion ist die Voraussetzung für Versuche über die Beeinflußbarkeit dieser Induktion durch die verschiedensten Faktoren. Außerdem ist die Aufstellung einer Dosis-Effekt-Kurve natürlich auch von theoretischem Interesse. Anknüpfend an den Befund Mosebachs (1943), daß die Reizschwelle etwa bei 10minütiger Belichtung mit 200 Lux liegt, sollte zunächst versucht werden, durch Intensitätssteigerung die notwendige Zeit weiter herabzudrücken.

Die Sporen wurden im Maximum der sensiblen Phase (s. unten) mit Weißlicht von 2000 Lux[1] verschieden lang bestrahlt. Abb. 3 zeigt, daß 12 sec noch stark polarisierend wirken und daß selbst eine Belichtung von 2 sec bei *E. variegatum* einen deutlichen Effekt ausübt. Mit zunehmender Belichtungszeit steigt die Induktion zunächst an; doch tritt regelmäßig in diesem Anstieg eine mehr oder weniger deutliche

[1] Gemessen hinter dem BG 21.

Unterbrechung ein. Eine genauere Untersuchung dieses Kurvenverlaufes bei den besonders gut und gleichmäßig reagierenden Sporen von *E. variegatum* zeigte, daß oberhalb eines ausgeprägten Maximums (1—4 min bei Anwendung der genannten Beleuchtungsintensität) die Induktionskurve wieder stark abfällt (Abb. 4).

Der gleiche Versuch wurde mit dem ungefilterten Licht der Hg-Lampe (etwa 15000 Lux) mit entsprechend kürzeren Belichtungszeiten wiederholt, wobei der Kurvenabfall noch wesentlich stärker erkennbar wurde (Abb. 5). Besonders deutlich ist hier auch der erneute Anstieg, der schon in den Kurven der anderen Versuche angedeutet war. Die Ergebnisse blieben die gleichen, als der ganze Glastrog, in dem die Platten belichtet wurden, von innen mit schwarzem Papier ausgeschlagen und dadurch jegliche Reflexion an den Gefäßwänden verhindert wurde.

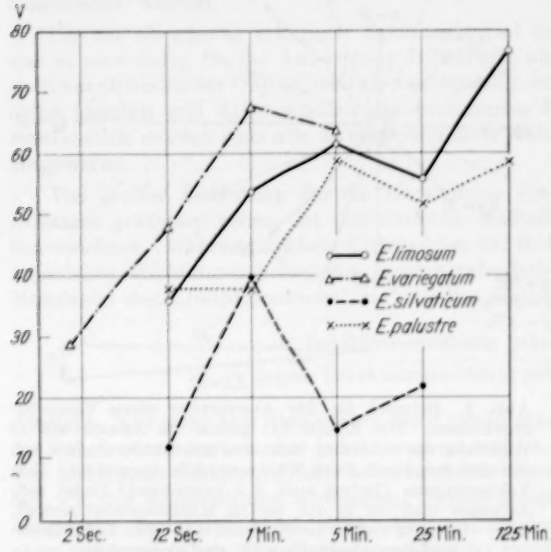

Abb. 3. Die Abhängigkeit der Induktionswirkung von der Belichtungsdauer bei verschiedenen *Equisetum*-Arten (die Kurve für *E. arvense* ist fast identisch mit der für *E. variegatum* und wurde daher weggelassen). Versuche 99, 112, 117 und 130. Weißlicht, 2000 Lux. *Abszisse:* Belichtungszeit. *Ordinate:* Induktionsvektor

Wird nun die Stromstärke verringert und dadurch die Licht- und Beleuchtungsintensität herabgesetzt, so ändert sich zugleich die Farbtemperatur der Lampe und damit das Emissionsspektrum. Es ist daher nicht sinnvoll, die Beleuchtungsstärke oder Strahlungsenergie des Weißlichtes vergleichend zu messen und in Beziehung zur Belichtungszeit zu setzen. Stattdessen wurde nur der wirksame Teil der Strahlung ($< 500\,m\mu$, s. unten) in erster Annäherung durch Vorschalten eines BG 12 mit dem Luxmeter gemessen und der Strom so eingestellt, daß die Beleuchtung 1:5:25 variierte. Die Induktionsbelichtung erfolgte dann ohne Filter. Abb. 6 zeigt als Ergebnis eines derartigen orientierenden Versuches eine Abhängigkeit der Induktionswirkung von der Lichtmenge.

Exakter lassen sich die Versuche durchführen, wenn nur ein enger Spektralbereich für Messung und Induktion benutzt wird. Hierzu wurden Interferenzfilter (Schott) mit λ_{max} 445 und 462 verwendet, die größenordnungsmäßig etwa 10% der wirksamen Strahlung der Nieder-

voltlampe bei 5,0 A durchlassen. Zugleich wurde es damit möglich, durch Benutzung der Hg-Lampe und des Elektronenblitzes (Braun Hobby, Abstand 20 cm) die Intensität noch erheblich zu steigern, da hinter derartigen Filtern das Emissionsspektrum der Lampe nur noch eine sehr untergeordnete Rolle spielt. Als Ergebnis zeigt Abb. 7 (in veränderter Darstellung), daß innerhalb der verwendeten Grenzen die

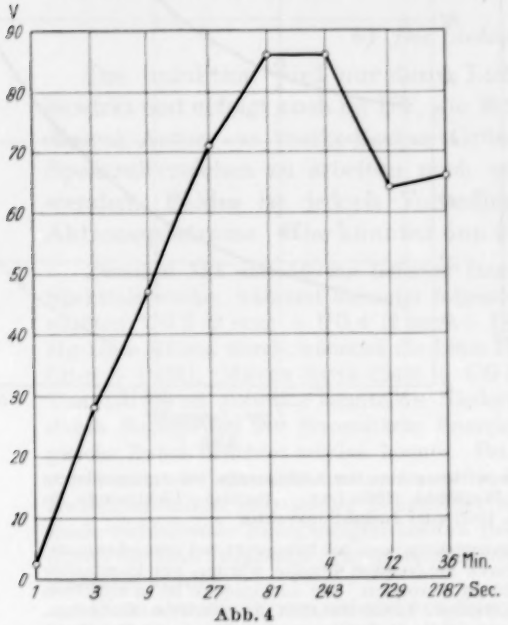

Abb. 4

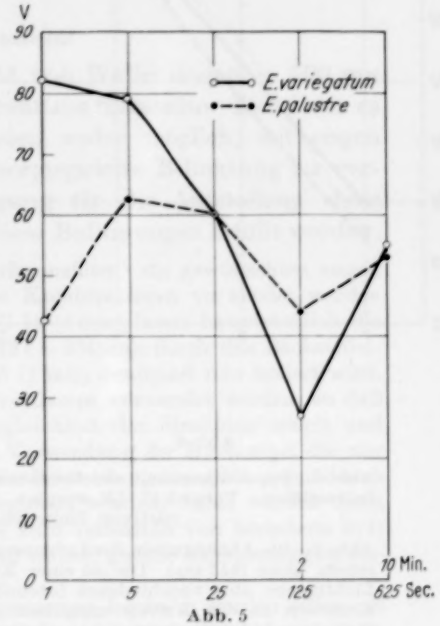

Abb. 5

Abb. 4. Die Abhängigkeit der Induktionswirkung von der Belichtungsdauer. Versuch 195 (*E. variegatum*). Weißlicht, 2000 Lux. *Abszisse:* Belichtungszeit. *Ordinate:* Induktionsvektor

Abb. 5. Die Induktionswirkung sehr starker Belichtung. Versuche 194 und 209, Hg-Lampe ohne Filter (15 000 Lux). *Abszisse:* Belichtungszeit. *Ordinate:* Induktionsvektor

gleiche Lichtmenge bei einer Steigerung der Intensität um das 625fache nur relativ wenig an Wirksamkeit zunimmt (in anderen Versuchen war diese Zunahme teilweise noch geringer). Erst die noch stärkere Erhöhung der Intensität durch den Elektronenblitz[1] bedingt eine größere

[1] Um die durch den Elektronenblitz eingestrahlte Lichtmenge mit den übrigen Belichtungen vergleichen zu können, wurde die Schwärzung von Photopapier (hinter dem betreffenden Interferenzfilter und einem zusätzlichen Neutralfilter) vergleichend gemessen. Dabei wurde vorausgesetzt, daß der Schwarzschild-Exponent „p" in der Formel $J_1 \cdot t_1^p = J_2 \cdot t_2^p$ in dem fraglichen Intensitätsbereich nicht wesentlich von 1 abweicht. Diese Annahme erscheint nach der bei ANGERER (1952, S. 166) abgebildeten Kurve berechtigt, da die Belichtungen des Photopapiers sich etwa in dem Bereich 0,1—100 Lux abspielten. Genauere Daten über den Schwarzschild-Exponenten waren nicht zu erhalten, so daß in Abb. 7 die Werte für den Elektronenblitz nur angenähert mit den übrigen verglichen werden können.

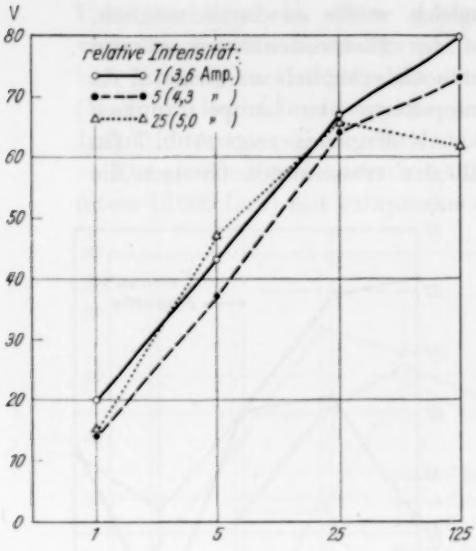

Abb. 6

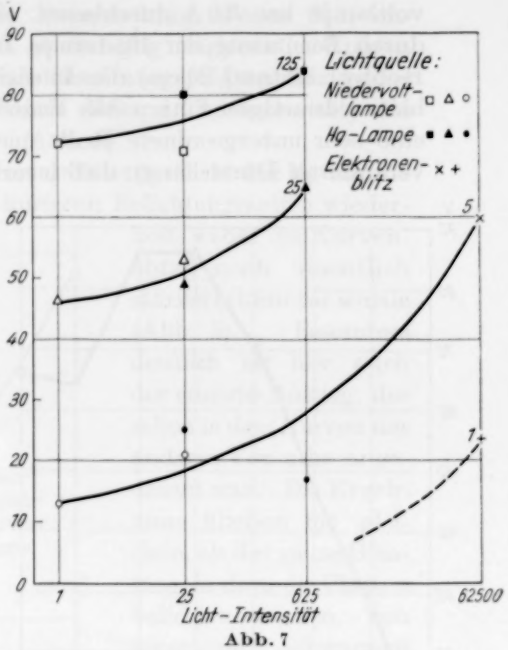

Abb. 7

Abb. 6. Die Abhängigkeit der Induktionswirkung von der Lichtmenge bei verschiedenen Intensitäten. Versuch 87 (*E. arvense*). Weißlicht, 2000 Lux. *Abszisse:* Lichtmenge in relativen Einheiten. *Ordinate:* Induktionsvektor

Abb. 7. Die Abhängigkeit der Lichtmengenwirkung von der Intensität bei monochromatischem Licht (445 mμ). Die zu einer Kurve gehörenden Punkte wurden mit konstanter Lichtmenge, aber verschiedenen Intensitäten gewonnen. Die Lichtmenge ist in relativen Einheiten an den Kurven angegeben. *Abszisse:* Lichtintensität in relativen Einheiten. *Ordinate:* Induktionsvektor. Absolutwerte und Belichtungszeiten sind in Tabelle 1 zusammengestellt

Tabelle 1. *Zusammenstellung der absoluten Bestrahlungsintensitäten, -zeiten und -energien für den in Abb. 7 dargestellten Versuch. Die Zahlen für den Elektronenblitz sind nur ungefähre Werte. Alle Bestrahlungen und Messungen hinter Interferenzfilter 445 mμ. Versuch 199 (E. variegatum)*

Lichtquelle*: Strahlungsintensität (erg/cm²/sec):	NV 3,8 Amp. 5	NV 5,3 Amp. oder Hg + F 120	Hg 3000	Blitz etwa 300000
Energie (erg/cm²)		Belichtungszeit (sec):		
$36—37{,}5 \cdot 10^3$	7500	300	12	—
$7{,}2—7{,}5 \cdot 10^3$	1500	60	2,5	—
$1{,}4—1{,}5 \cdot 10^3$	300	12	0,5	0,005 (5 Blitze)
etwa $0{,}3 \cdot 10^3 = 300$	—	—	—	0,001

* NV = Niedervoltlampe; Hg = Hg-Lampe; F = Filterkombination: BG 12 (4 mm) + BG 7 (2 mm) + BG 3 (2 mm) + BG 13 (2 mm).

Abweichung vom Reizmengengesetz, indem dann bei Steigerung der Intensität auf das 100fache die gleiche Lichtmenge ihre Wirkung etwa verfünffacht. Dabei ist beachtlich, daß schon ein einzelner Blitz ($^1/_{1000}$ sec) mit Interferenzfilter 445 mμ eine deutlich erkennbare Wirkung hat. Der von MOSEBACH gefundenen absoluten Intensitätsschwelle bei Dauerbelichtung (etwa 1,6 MK) kann also bis jetzt keine Zeitschwelle entgegengestellt werden.

b) Die Lichtqualität

Die Induktion wird nur durch Licht von Wellenlängen < 500 mμ bewirkt und erfolgt auch im UV, wie MOSEBACH feststellte. Dabei war es diesem Autor aus methodischen Gründen weder möglich, mit engen Spektralbereichen zu arbeiten noch energiegleiche Belichtung zu verwenden. Beides ist jedoch Vorbedingung für die Aufstellung eines Aktionsspektrums. Hier konnten nun diese Bedingungen erfüllt werden.

Zwischen 384 und 540 mμ lieferten Interferenzfilter[1] die gewünschten engen Spektralbereiche, während darunter folgende Kombinationen verwendet werden mußten: UG 2 (2 mm) + UG 4 (2 mm) + BG 12 (4 mm) lassen hauptsächlich die Hg-Linie 366 mμ durch, während die Linie 313 (+ 334) mμ durch das Bäckströmfilter + $CuSO_4$ (MEYER-SEITZ 1940) + UG 5 (2 mm) genügend rein isoliert wird. Von 430 mμ an aufwärts konnte die Niedervoltlampe verwendet werden, so daß durch Regulierung der Stromstärke Energiegleichheit der Strahlung erzielt und gleiche Zeiten belichtet werden konnte. Bei Verwendung der Hg-Lampe, die nur eine bestimmte Intensität ausstrahlt, mußte die Bestrahlungsenergie dagegen durch Zwischenschalten zusätzlicher Schottfilter reguliert werden; dabei wurden dann noch verbleibende Energieungleichheiten (bis zum Verhältnis von höchstens 3:1) durch die Belichtungszeit ausgeglichen, so daß überall gleiche Energiemengen eingestrahlt wurden.

Wenn aber die Sporen mit gleichen Energiemengen bestrahlt werden sollen, so darf bei Verwendung verschiedener Lichtqualitäten die ungleiche Absorption im Agar nicht vernachlässigt werden. Nachdem durch Messungen festgestellt worden war, daß diese Unterschiede unterhalb 430 mμ zu erheblichen Fehlern führen würden, mußte für diesen Teil der Versuche die Methodik etwas abgewandelt werden. Die Sporen wurden hier nicht zwischen Agar, sondern auf der Oberfläche desselben belichtet. Die ungünstigeren optischen Verhältnisse bei der Auswertung mußten dabei in Kauf genommen werden.

Wie weiter unten noch zu begründen ist, hat es im Falle der *Equisetums*pore wenig Sinn, ein Aktionsspektrum aufzustellen, das aus möglichst vielen Punkten besteht (etwa in der Art, wie es MOHR für die Keimungsbeeinflussung von Farnsporen durchführen konnte). Stattdessen wurden einige Wellenlängen herausgegriffen, die theoretisch von Bedeutung oder experimentell leicht zugänglich sind. Aus methodischen Gründen konnte in einem Versuch jeweils nur ein Teil des Spektrums untersucht werden; Abb. 8 zeigt jedoch, daß durch Überlappung

[1] Die Filter 430, 445, 462 und 486 mμ waren die gleichen, die MOHR (1956a) für das Aktionsspektrum der Farnsporenkeimung verwendet hatte.

der entsprechenden Bereiche die Kontinuität gewahrt bleibt. Selbstverständlich war der Kurvenverlauf nicht in allen Versuchen exakt der gleiche, bedingt durch die natürliche Streuung, doch wurden die in Abb. 8 dargestellten Kurven so ausgewählt, daß sie weitgehend den Durchschnitt aller Versuche repräsentieren und außerdem etwa das Ausmaß der Streuung erkennen lassen[1]. So lag das Maximum der Wirksamkeit in allen Versuchen im Bereich 430—445—462 mμ, ohne daß der Gipfel bei 445 mμ als signifikant gegenüber 430 und 462 mμ aufgefaßt werden darf. Der Steilabfall

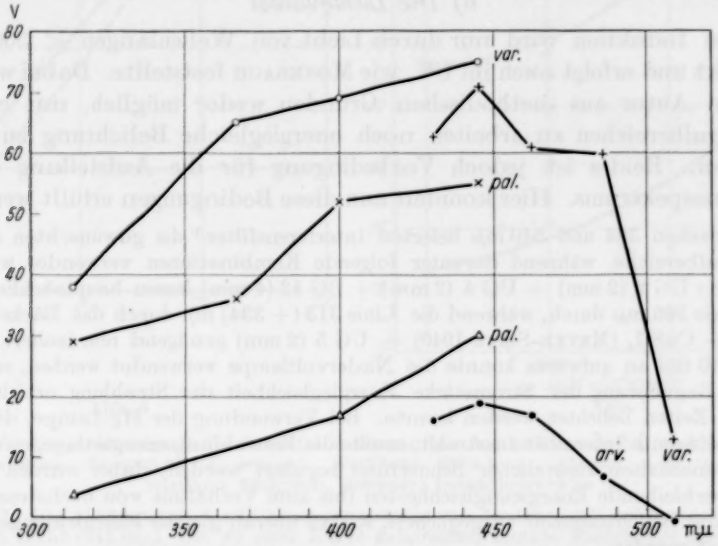

Abb. 8. Die Abhängigkeit der Induktionswirkung von der Wellenlänge des Lichtes. Versuche 88, 192, 215, 217, 218 (*E. arvense, E. variegatum, E. palustre*). Die zu einer Kurve vereinigten Meßpunkte wurden mit energetisch gleicher Strahlungsmenge, meist auch gleicher Strahlungsintensität gewonnen. *Abszisse:* Wellenlänge. *Ordinate:* Induktionsvektor

auf der langwelligen Seite sowie der flachere nach dem kurzwelligen Bereich hin trat regelmäßig auf, wobei aber die Werte für 400 und 486 mμ meist nur unwesentlich unter denen des Maximalbereiches blieben.

Während mit zunehmender Wellenlänge in Übereinstimmung mit MOSEBACHs Angaben bei 500 mμ die Wirkung aufhört[2], wird bei

[1] Die verschiedene Höhe der einzelnen Kurven ist dadurch bedingt, daß die Energien nicht in allen Versuchen die gleichen waren. Dies war notwendig, um die Versuche gegen eine Fehlinterpretation zu sichern, die sich aus der Nichtbeachtung des auf S. 66 mitgeteilten Befundes ergeben könnte, daß oberhalb einer optimalen Lichtwirkung mit weiter zunehmender Belichtung die Induktion wieder abnimmt.

[2] Da die Interferenzfilter auch einen geringen Anteil von Strahlung solcher Wellenlängen durchlassen, die vom maximalen Durchlässigkeitsbereich weiter entfernt sind, ist es nicht verwunderlich, daß bei 509 mμ (und in sehr geringem Ausmaß sogar bei 540 mμ) noch eine gewisse Polarisierung auftrat, obwohl die Grenze nicht über 500 mμ liegen kann (MOSEBACH). Entsprechende Beobachtungen teilten BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN (1956) für die Grenze der phototaktischen Empfindlichkeit von *Euglena* mit.

abnehmender Wellenlänge keine Grenze der Wirksamkeit erreicht; auch durch Strahlung von 313 mμ werden die Sporen noch ziemlich stark polarisiert.

Dabei handelt es sich nicht nur um die Wirkung des Restes längerwelliger Strahlung, die durch das Bäckströmfilter noch hindurchgeht; das läßt sich leicht nachweisen, indem zusätzlich ein GG 13-Filter vorgeschaltet wird, das die Strahlung des zu prüfenden Bereiches (313 + 334 mμ) völlig absorbiert, die Reststrahlung über 360 mμ jedoch durchläßt. Tabelle 2 zeigt, daß in diesem Fall die Induktion erheblich absinkt, daß also die Reststrahlung nur für einen Bruchteil der gefundenen Wirkung verantwortlich sein kann.

Tabelle 2. *Die Induktionswirkung des UV mit und ohne Gegenfilter Versuch 187 (E. variegatum).* Belichtung mit Hg-Lampe

Filterkombination	Strahlungsbereich	Relative Energie	Belichtungszeit min	Induktionsvektor
Bäckström + $CuSO_4$* + UG 5 (2 mm)	Schwerpunkt bei 313 mμ	7	5	42
			1	23
dgl. + GG 13 (2 mm)	Reststrahlung > 360 mμ	0,5	5	11
			1	6

* Konzentrationen nach Meyer-Seitz, S. 140.

Weitere Wellenlängen, die noch geprüft wurden, nämlich 384 und 415 mμ, sind in der Abbildung nicht enthalten, da sie keine Besonderheiten ergaben und es schwer ist, eine Kurve anzugeben, die in allen Punkten dem Durchschnitt entspricht. Im ganzen fallen beide Werte nicht aus dem allgemeinen Kurvenverlauf in diesem Bereich heraus.

c) Der Einfluß der Temperatur während der Belichtung

Da bereits extrem kurze Belichtungszeiten wirksam sind (s. oben), besteht die Vermutung, daß der erste Schritt des Induktionsvorganges rein photochemischer Natur ist. Es sollte deshalb die Temperaturabhängigkeit dieses Primäraktes geprüft werden. Die Sporen wurden bis zum Maximum der sensiblen Phase unter normalen Temperaturbedingungen gehalten (25°) und dann durch ein 10minütiges Kälte- oder Wärmebad auf die Temperatur gebracht, bei der sie belichtet werden sollten. Nach der Belichtung erhielten sie sofort wieder ein Temperaturbad von 25° und kamen in Normalbedingungen zurück. Bei dieser Versuchsanordnung konnte praktisch kein Einfluß der Temperatur zwischen 2 und 28° gefunden werden (Abb. 9).

Auch eine Ausdehnung des Kältebades vor der Belichtung auf 1 Std ergab keine abweichenden Resultate, ebenso wenig wie ein Beibehalten der niederen Temperatur bis 1 Std nach der Belichtung (Tabelle 3).

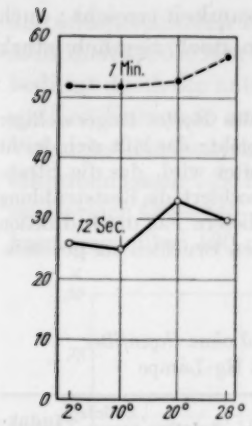

Abb. 9. Der Einfluß der Temperatur während der Belichtung auf die Induktion. Versuch 164 (*E. limosum*). Weißlicht, 2000 Lux. Belichtungsdauer an den Kurven angegeben. *Abszisse:* Temperatur. *Ordinate:* Induktionsvektor

Tabelle 3. *Der Einfluß der Temperatur vor, während und nach der Belichtung auf die Induktion. Versuch 185* (*E. variegatum*).
12 sec Weißlicht, 2000 Lux

Behandlung nach der Aussaat bis zur Induktionsbelichtung	Behandlung nach der Induktionsbelichtung	Induktionsvektor
1. $3^1/_2$ Std 25°, Rotlicht	25° Rotlicht	57
2. $3^1/_2$ Std 25°, Rotlicht; 15 min Wasserbad 2° (dunkel)	10 min Wasserbad 20°, dann wie 1.	57
3. $3^1/_2$ Std 25°, Rotlicht; 60 min Wasserbad 2° (dunkel)	wie 2.	52
4. $3^1/_2$ Std 25°, Rotlicht; 15 min Wasserbad 2° (dunkel)	65 min Wasserbad 2°, dann wie 1. (ohne Temperaturangleichung)	54

d) Der Einfluß von Chemikalien während der Belichtung

α) *Stoffwechselgifte und Narkotica.* Unter den gegebenen Umständen ließ sich ein zeitlich möglichst genau begrenzter völliger Sauerstoffabschluß schlecht verwirklichen. Deshalb wurde der Stoffwechsel durch Atmungsgifte gehemmt. Eine Durchtränkung des Agars mit KCN-Lösung unmittelbar vor der Belichtung verhindert die Induktionswirkung in den Konzentrationsbereichen 10^{-4} bis 10^{-3} g/ml. Im Extremfall wurde der Induktionsvektor von über 50 auf 0 herabgedrückt (Abb. 10), während die Induktionshemmung durch Jodessigsäure, Natriumazid und Hydroxylamin weniger ausgeprägt und nicht immer eindeutig reproduzierbar ist.

Narkotica wie Äther und Chloroform haben gegenüber den zuvor erwähnten Giften den Vorteil, daß sie sich nach der Belichtung wieder quantitativ entfernen lassen. Es genügt ein 20minütiges Verweilen der Agarplatten in einer Atmosphäre von 1—3 Tropfen Chloroform auf 1000 ml, um die Induktion durch eine anschließende Belichtung deutlich herabzusetzen; bei 10 Tropfen ist die Wirkung sehr stark (Abb. 11). Äther hat eine ähnliche, aber weniger ausgeprägte Wirkung. Diese Gifte und Narkotica beeinflussen allerdings vermutlich nicht den Primärakt der Induktion; denn es ergeben sich keine wesentlichen Unterschiede, wenn die Vergiftung sich erst unmittelbar an die Belichtung anschließt oder wenn umgekehrt versucht wird, das Gift noch vor der Belichtung wieder weitgehend zu entfernen (Tabelle 4,

vgl. auch Tabelle 7, S. 77). Ein Teil dieser Versuche muß weiter unten noch eingehender besprochen werden.

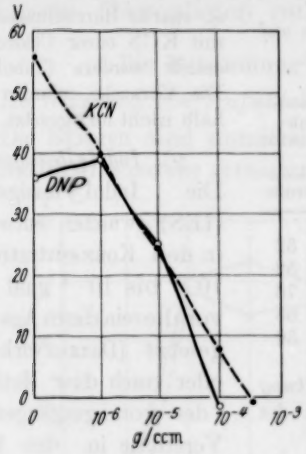

Abb. 10

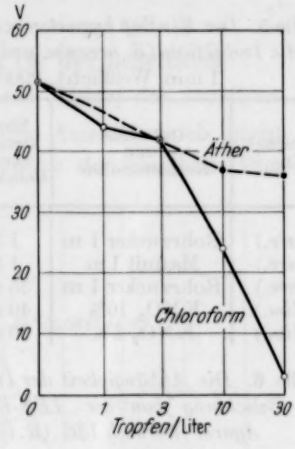

Abb. 11

Abb. 10. Die Wirkung von Stoffwechselgiften während der Belichtung auf die Induktion. Versuche 50 und 177 (*E. palustre, E. variegatum*). 1 min Weißlicht, 2000 Lux. Agar mit Sporen vor der Belichtung 30 min in der Giftlösung gebadet, nach der Belichtung gewässert. *Abszisse:* Giftkonzentration. *Ordinate:* Induktionsvektor

Abb. 11. Die Wirkung von Narkotica auf die Induktion. Versuch 147 (*E. limosum*). 1 min Weißlicht, 2000 Lux. Die Sporen kamen vor der Belichtung 30 min in die Giftatmosphäre. *Abszisse:* Giftkonzentration (30 Tropfen: Chloroform = 0,66 ml, Äther = 0,45 ml). *Ordinate:* Induktionsvektor

Tabelle 4. *Die Wirkung einer Vergiftung vor, während und nach der Belichtung auf die Induktion. Versuch 130 (E. limosum) und 180 (E. variegatum).*

1 min Weißlicht, 2000 Lux, im Maximum der sensiblen Phase. KCN-Bad $2 \cdot 10^{-4}$ g/ml, Chloroform 15 Tropfen je Liter

Behandlung vor der Belichtung	während der Belichtung	nach der Belichtung	Induktionsvektor
1. 25 min KCN, dann 3mal 15 min H_2O	—	—	6
2. 25 min KCN	KCN	3mal 15 min H_2O	6
3. —	—	25 min KCN, dann 3mal 15 min H_2O	10
4. 20 min H_2O	—	wie 2.	61
1. 30 min Chloroform-Atmosphäre	Chloroform	10 min ausgelüftet	29
2. —	—	30 min Chloroform-Atmosphäre, dann 10 min ausgelüftet	22
3. —	—	—	65

β) Plasmolytica. Durch Einlegen der Sporenkulturen in hypertonische Lösungen von Rohrzucker, Mannit oder KNO_3 $^1/_2$—1 Std vor der Belichtung ließ sich die Induktionswirkung ebenfalls eindeutig herabsetzen, doch konnten niemals so starke Hemmungen wie mit KCN oder Chloroform erzielt werden (Tabelle 5). Die Versuche wurden deshalb nicht fortgesetzt.

Tabelle 5. *Der Einfluß hypertonischer Lösungen auf die Induktion (E. arvense und E. limosum).* 1 min Weißlicht, 2000 Lux.

Versuchs-Nr.	Substanz und Konzentration	Einwirkungszeit vor der Belichtung	Induktionsvektor	
			Versuch	Kontrolle
101 (*arv.*)	Rohrzucker 1 m	1 Std	37	52
101 (*arv.*)	Mannit 1 m	1 Std	25	52
92 (*arv.*)	Rohrzucker 1 m	35 min	59	76
137 (*lim.*)	KNO_3 10%	40 min	34	65
127 (*lim.*)	KNO_3 5%	30 min	53	56

Tabelle 6. *Die Abhängigkeit der Induktionswirkung einer Belichtung von der IES-Konzentration des Agars. Versuch 136 (E. limosum).*

1 min Weißlicht, 2000 Lux. Der Agar wurde vor der Belichtung $^1/_2$ Std in IES-Lösung (p_H 5,5) gebadet, nach der Belichtung gewässert.

IES-Konzentration g/ml	Induktionsvektor	IES-Konzentration g/ml	Induktionsvektor
0	68	$3 \cdot 10^{-4}$	56
$1 \cdot 10^{-4}$	59	$10 \cdot 10^{-4}$	40

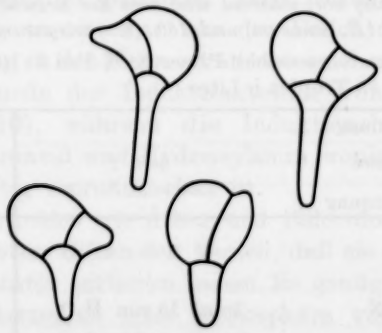

Abb. 12. Bildung eines zweiten Rhizoids unter dem Einfluß von IES. Versuch 196 (*E. variegatum*). Die Zeichnung wurde nach Präparaten angefertigt, die mit Chloralhydrat aufgehellt worden waren. Das Primärrhizoid zeigt nach unten

γ) Indolylessigsäure. Die Indolylessigsäure (IES) wurde entweder in den Konzentrationen 10^{-6} bis 10^{-4} g/ml von vornherein dem Agar zugesetzt (Dauerwirkung) oder nach der Methode der vorangegangenen Versuche in den Konzentrationen 10^{-4} bis 10^{-3} g/ml nur für eine begrenzte Zeit dargeboten. Die Induktion konnte dadurch in vielen Fällen leicht bis mäßig herabgesetzt werden (Tabelle 6), in anderen Fällen war jedoch kaum eine Wirkung zu erkennen. So radikale Wirkungen wie bei den Stoffwechselgiften traten niemals auf.

Dagegen verdient eine andere Wirkung der IES Beachtung, die bisher durch kein anderes Mittel ausgelöst werden konnte und die noch weiter untersucht werden soll: Ein hoher Prozentsatz der Sporen (bis zu 25%) bildet zwei Rhizoidzellen aus. Dies geschieht in folgender Weise: Nach Abgliederung der normalen Rhizoidzelle teilt sich die Prothalliumzelle erneut inäqual, und zwar schräg oder senkrecht zur ersten Teilungsrichtung. Die kleinere der beiden Zellen

wird zur zweiten Rhizoidzelle (Abb. 12). Die austreibenden Rhizoide unterscheiden sich häufig, indem das „Sekundärrhizoid" kürzer ist und mehr Chloroplasten enthält.

4. Die Behandlung der Sporen vor der Belichtung

a) Die Wirkung von Außenfaktoren auf den Ablauf der sensiblen Phase

Die Sporen sind unmittelbar nach der Aussaat noch nicht lichtempfindlich, sondern erreichen das Maximum der sensiblen Phase erst

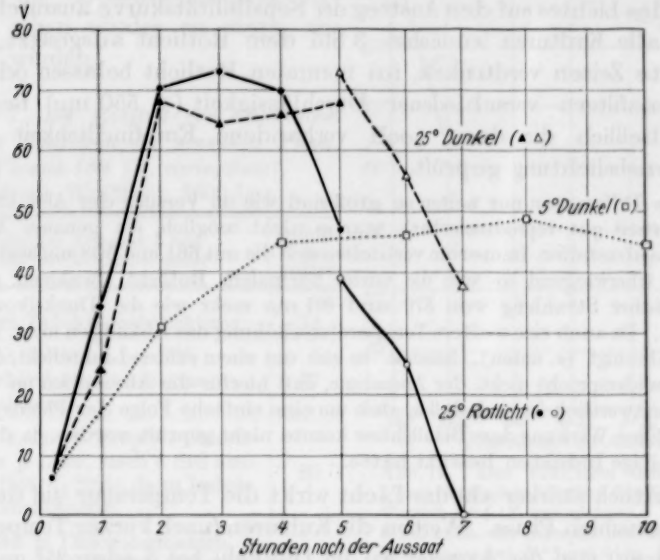

Abb. 13. Die Wirkung von Temperatur und Rotlicht auf den Ablauf der sensiblen Phase, Versuche 189 und 193 (*E. variegatum*). Die Sporen wurden von der Aussaat bis zur Belichtung unter den an den Kurven angegebenen Bedingungen gehalten. 1 min Weißlicht, 2000 Lux, zu dem auf der *Abszisse* angegebenen Zeitpunkt (bzw. 5 min im Zeitpunkt „1/4"). *Ordinate:* Induktionsvektor

nach etwa 3—4 Std (Mosebach), offensichtlich im Zusammenhang mit Entwicklungsvorgängen, die mit der Quellung einsetzen. Andererseits ist bekannt, daß *Equisetum*-Sporen zur Keimung Licht benötigen (wofür auch Rotlicht genügt, das keine Polarität induzieren kann). Es fragt sich nun, ob diese Lichtbedürftigkeit bereits für die ersten Entwicklungsvorgänge besteht, die zum Erreichen der sensiblen Phase und weiterhin zu ihrem Wiederabklingen führen.

Bei 25° wurden Sporen von der Aussaat an in Rotlicht und in Dunkelheit gehalten und in Abständen von 1 Std je eine Platte 1 min einseitigem Weißlicht ausgesetzt. Abb. 13 zeigt für die Rotlichtkulturen grundsätzliche Übereinstimmung mit den Befunden Mosebachs, indem das Maximum der sensiblen Phase nach 3 Std erreicht wird (nach 2 und nach 4 Std ist die Empfindlichkeit fast ebensogroß). Die Dunkelkulturen

verhalten sich ebenso oder (in anderen Versuchen) nur sehr wenig abweichend, das Maximum liegt höchstens etwas später, ist aber ebenso vollständig. Auch wenn die Aussaat in schwachem Rotlicht erfolgte und die Sporen 2 min später in völlige Dunkelheit kamen, verlief der Anstieg der sensiblen Phase nicht wesentlich anders.

Das *Abklingen* der sensiblen Phase ist dagegen vom Licht eindeutig begünstigt (Abb. 13). Diese Lichtwirkung sollte nun noch etwas genauer untersucht werden. Um den eventuell doch vorhandenen geringen Einfluß des Lichtes auf den Anstieg der Sensibilitätskurve auszuschalten, wurden alle Kulturen zunächst 3 Std dem Rotlicht ausgesetzt, dann bestimmte Zeiten verdunkelt, im normalen Rotlicht belassen oder mit Interferenzfiltern verschiedener Durchlässigkeit ($> 550\,m\mu$) bestrahlt und schließlich die dann noch vorhandene Empfindlichkeit durch Induktionsbelichtung geprüft.

Da die Differenzen nur selten so groß sind wie im Versuch der Abb. 13 (wenn auch jederzeit gut reproduzierbar), war es nicht möglich, ein genaues Aktionsspektrum aufzustellen. Immerhin verhielten sich die mit 661 und 668 $m\mu$ bestrahlten Kulturen überwiegend so wie die unter normalem Rotlicht, während sie bei energiegleicher Strahlung von 579 und 801 $m\mu$ mehr wie die Dunkelkontrollen reagierten. Da auch eine weitere Temperaturerhöhung das Abklingen nicht wesentlich beschleunigt (s. unten), handelt es sich um einen echten Lichteffekt, und das Ergebnis widerspricht nicht der Annahme, daß hierfür die Absorption im Chlorophyll verantwortlich ist und daß es sich um eine einfache Folge der Photosynthese handelt. Eine Wirkung des Blaulichtes konnte nicht geprüft werden, da dieses ja eine vorzeitige Induktion bewirkt hätte.

Wesentlich stärker als das Licht wirkt die Temperatur auf den Ablauf der sensiblen Phase. Werden die Kulturen (nach kurzer Temperatur-Angleichung) von der Aussaat an im Dunkeln bei 5 oder 25° gehalten und dann zu verschiedenen Zeiten belichtet, so erhält man das Ergebnis der Abb. 13: Bei 5° wird das Maximum nicht nur wesentlich später erreicht, sondern die Induktionsfähigkeit der Sporen bleibt zu jedem Zeitpunkt viel geringer als im Maximum der sensiblen Phase bei 25° (sicherheitshalber wurden die Sporen vor der Belichtung zunächst auf gleiche Temperaturen gebracht trotz der festgestellten Temperaturunabhängigkeit der Induktion). Die Kurve für 33° wurde nicht eingezeichnet, da sie praktisch mit der für 25° zusammenfällt; auch in anderen gleichartigen Versuchen mit 5, 20 und 30° ergab sich bei 30° gegenüber 20° nur noch eine unwesentliche Beschleunigung des Empfindlichkeitsanstieges und -abfalles. Wird andererseits bei 20 oder 25° im Rotlicht zunächst die sensible Phase auf ihren Höhepunkt gebracht und erst dann auf 5° (dunkel) abgekühlt, so bleibt die Empfindlichkeit 24 Std nahezu unvermindert erhalten, während sie bei 20 oder 25° (dunkel) nach wenigen Stunden abgeklungen ist (Abb. 14).

Auch durch Chloroformnarkose kann die sensible Phase „konserviert" werden (Tabelle 7).

Dieser Versuch bietet insofern methodische Schwierigkeiten, als die Narkose ja auch die Induktion beeinflußt. Zwar erfolgt die Belichtung erst $^1/_2$ Std nach Beendigung der Narkose, aber die Kontrolle zeigt (Tabelle 7, d), daß selbst dann noch mit einer Nachwirkung auf die Induktion zu rechnen ist. Noch länger nach der Narkose zu warten erschien nicht zweckmäßig, da dann die Desensibilisierungsvorgänge schon wieder zu stark anlaufen würden.

Tabelle 7. *Der Einfluß von Chloroform auf das Abklingen der sensiblen Phase. Versuch 184 (E. variegatum).* 1 min Weißlicht, 2000 Lux.

Nach der Aussaat 3 Std bei 25° im Rotlicht, dann	Induktionsvektor
a) sofort Induktionsbelichtung	74
b) 4 Std Rotlicht bei 20°, anschließend Induktionsbelichtung	37
c) wie b, mit 6 Tropfen Chloroform je Liter, nach 4 Std ausgelüftet ($^1/_2$ Std), dann Induktionsbelichtung	60
d) $^1/_2$ Std in Chloroformatmosphäre (15 Tropfen je Liter), $^1/_2$ Std ausgelüftet, dann Induktionsbelichtung	43

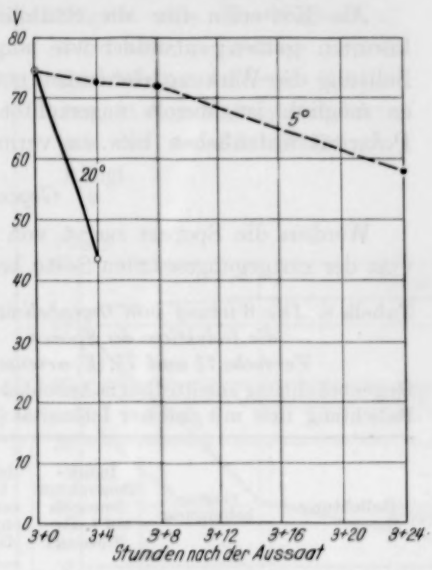

Abb. 14. Das Abklingen der sensiblen Phase unter dem Einfluß der Temperatur. Versuch 184 (*E. variegatum*). Sporen bis 3 Std nach der Aussaat bei 25° im Rotlicht, dann bei 20° bzw. 5° in Dunkelheit. 1 min Weißlicht, 2000 Lux, zu dem auf der *Abszisse* angegebenen Zeitpunkt. *Ordinate:* Induktionsvektor

b) Der Einfluß innerer Faktoren auf den Ablauf der sensiblen Phase

Beim Vergleich zahlreicher Versuche ergab sich: Das Maximum der sensiblen Phase wird gewöhnlich um so später erreicht, je älter die Sporen sind, und die Kurven, die den Verlauf der sensiblen Phase darstellen, sind verschieden steil und breit, nicht nur in Abhängigkeit vom Alter, sondern auch von Art zu Art verschieden. Weiterhin bestehen Unterschiede in der Empfindlichkeit in der 1. Std nach der Aussaat. Während z. B. *E. variegatum* 15 min nach der Aussaat noch keine Empfindlichkeit, auch nicht gegen die 5mal größere Lichtmenge aufweist (Abb. 13, S. 75), zeigen *E. arvense* und *E. palustre* zu dieser Zeit bereits eine deutliche, wenn auch geringe Reaktionsfähigkeit[1].

Der Verlauf der sensiblen Phase ist also von der Wirkung äußerer und innerer Faktoren abhängig, so daß die Behandlung der Sporen *vor* der Belichtung deren Wirkung (d. h. die Induktion) stark beeinflussen

[1] Selbstverständlich dürfen derartige Unterschiede nicht ohne weiteres als kennzeichnend für die Arten angesehen werden, sondern nur für die speziellen Biotypen dieser Arten, die hier Verwendung fanden.

kann. Es ist nun noch zu untersuchen, welche Möglichkeiten bestehen, *nach* der Belichtung in die Polarisierung einzugreifen.

5. Die Behandlung der Sporen nach der Belichtung

Als Kriterien für die Stabilisierung einer induzierten Polarität könnten gelten: entweder wie lange eine zweite anders gerichtete Belichtung die Wirkung der ersten noch modifizieren kann, oder wie lange es möglich ist, durch ungerichtet wirkende Faktoren die induzierte Polarität aufzuheben bzw. zu vermindern.

a) Gegenbelichtung

Werden die Sporen zuerst von einer Seite und anschließend sofort von der entgegengesetzten Seite belichtet, so können sich beide Lichtwirkungen gegenseitig aufheben: Es wird eine ziemlich gleichmäßige Verteilung der Keimungsrichtungen beobachtet (Tabelle 8a). Ist die zweite Belichtung so stark wie es für eine optimale Induktion nötig ist, so überwiegt ihre Wirkung die der ersten Belichtung, selbst wenn diese ebensostark oder stärker war (Tabelle 8b, c; die genaue zahlenmäßige Übereinstimmung der drei Kontrollwerte ist natürlich ein Zufall). Da die zweite Belichtung immer entgegengesetzt zur ersten erfolgte, soll deren Wirkung kurz als „Gegeninduktion" bezeichnet werden; als Maß hierfür („G") dient die Differenz der Induktionsvektoren des gegenbelichteten Versuchs und der nicht gegenbelichteten Kontrolle. Die Fähigkeit der Sporen, auf eine zweite Belichtung zu reagieren, wird dann sinngemäß als „Gegeninduktionsfähigkeit" bezeichnet.

Tabelle 8. *Die Wirkung von Gegenbelichtungen auf die Induktion der Sporen*
Versuche 71 und 75. (E. arvense).
Gegenbelichtung unmittelbar im Anschluß an die erste Belichtung und mit gleicher Intensität (2000 Lux).

Belichtung	Gegenbelichtung	Induktionsvektor (bezogen auf 1. Belichtung)	„Gegeninduktion" (Differenz zur Kontrolle ohne Gegenbelichtung; s. Text)
1 min	—	*64*	—
a) (Kontrolle)			
1 min	1 min	— 6	70
5 min	—	*64*	—
b) (Kontrolle)			
5 min	5 min	—26	90
25 min	—	*64*	—
c) (Kontrolle)			
25 min	5 min	—38	102
25 min	25 min	—58	122

Nun sollte geprüft werden, wie lange nach der ersten Belichtung die Gegeninduktionsfähigkeit anhält. Eine Anzahl Kulturen wurde 1 min belichtet und anschließend nach verschiedenen Zeitintervallen ebensolange aus der entgegengesetzten Richtung belichtet. Die Abnahme der Sensibilität gegen die zweite Belichtung ist in Abb. 15 dargestellt

im Vergleich mit dem Abklingen der sensiblen Phase für normale Belichtung (im gleichen Versuch geprüft). Die beiden Kurven stimmen völlig überein. Auch eine Verlängerung der sensiblen Phase durch Kälte (Abb. 16), Narkose oder Sporenalter wirkt sich in genau der gleichen Weise auf die Gegeninduktionsfähigkeit aus. Die Induktion wird also gegenüber anders gerichteter weiterer Belichtung in dem Maße stabilisiert, wie die sensible Phase abklingt.

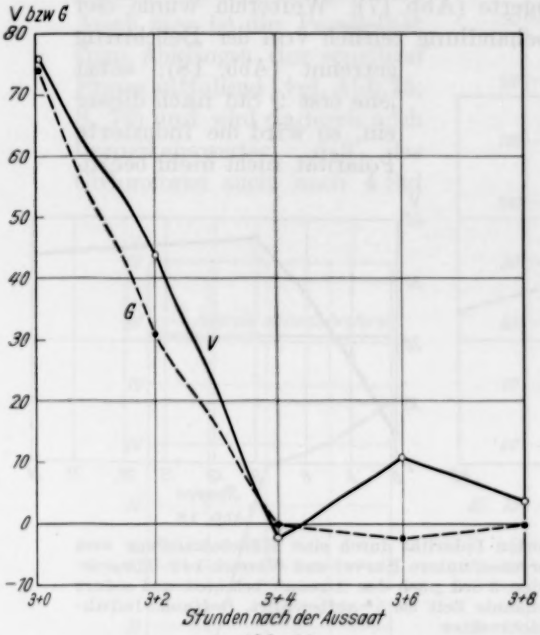

Abb. 15

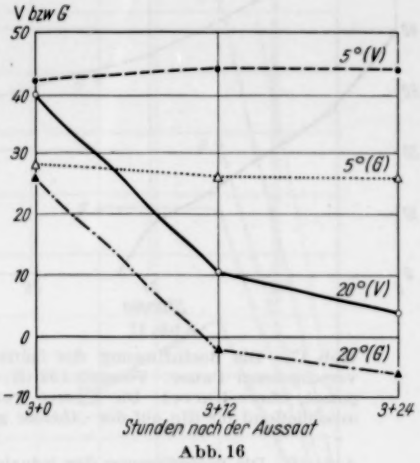

Abb. 16

Abb. 15. Vergleich des zeitlichen Verlaufes der Empfindlichkeit für Belichtung und Gegenbelichtung. Versuch 176 (*E. variegatum*). *Ausgezogene Kurve:* Belichtung zu verschiedenen Zeiten nach der Aussaat. *Ordinate:* Induktionsvektor. *Gestrichelte Kurve:* 3 Std nach der Aussaat belichtet, dann zu verschiedenen Zeiten gegenbelichtet. *Ordinate:* Gegeninduktion. *Abszisse:* Zeitpunkt der Belichtung bzw. Gegenbelichtung nach der Aussaat. Alle Belichtungen und Gegenbelichtungen 1 min Weißlicht, 2000 Lux

Abb. 16. Die Abhängigkeit der Empfindlichkeit für Belichtung und Gegenbelichtung von der Temperatur. Versuch 125 (*E. limosum*). Nach 3stündiger Vorbehandlung mit Rotlicht bei 20° wurde ein Teil der Sporen bis zur Belichtung bei der an den Kurven vermerkten Temperatur im Dunkeln gehalten (Kurven mit „*V*" bezeichnet; *Ordinate:* Induktionsvektor). Ein anderer Teil wurde nach 3stündiger Vorbehandlung sofort belichtet und dann bis zur Gegenbelichtung bei den angegebenen Temperaturen im Dunkeln aufbewahrt (Kurven mit „*G*" bezeichnet, *Ordinate:* Gegeninduktion). *Abszisse:* Zeitpunkt der Belichtung bzw. Gegenbelichtung nach der Aussaat. Alle Belichtungen und Gegenbelichtungen 1 min Weißlicht, 2000 Lux

b) Der Einfluß ungerichteter Faktoren nach der Belichtung auf die induzierte Polarität

α) Niedere Temperatur. Werden die Sporen nach der Belichtung für 24 Std auf 5° abgekühlt, so wird dadurch die polarisierende Lichtwirkung abgeschwächt. Dieser Effekt war bei *E. arvense* in zahlreichen Versuchen eindeutig reproduzierbar, bei *E. hiemale* und *E. variegatum* wenig

ausgeprägt; *E. limosum* reagierte in ähnlicher Weise schwach bei Abkühlung auf 2°. Eine weitere Analyse dieser Wirkung war daher nur bei *E. arvense* erfolgversprechend.

Zunächst wurde die Dauer der Kältebehandlung variiert und eine deutliche Wirkung schon bei 6—12 Std gefunden, die sich über 24 Std hinaus noch bis zu 48 Std steigerte (Abb. 17). Weiterhin wurde der Beginn der 24stündigen Kältebehandlung zeitlich von der Belichtung getrennt (Abb. 18); setzt jene erst 9 Std nach dieser ein, so wird die induzierte Polarität nicht mehr beeinträchtigt, sie ist jetzt offenbar stabilisiert, während eine Zwischenzeit von nur 6 Std gerade noch einen Einfluß erkennen läßt. Ein unmittelbarer Vergleich mit dem Abklingen der sensiblen Phase war hier nicht mehr möglich, da weitere Sporen von *E. arvense* nicht verfügbar waren; doch stimmen die Zeiten etwa überein (unter Berücksichtigung der Tatsache, daß diese Versuche mit alten Sporen durchgeführt wurden).

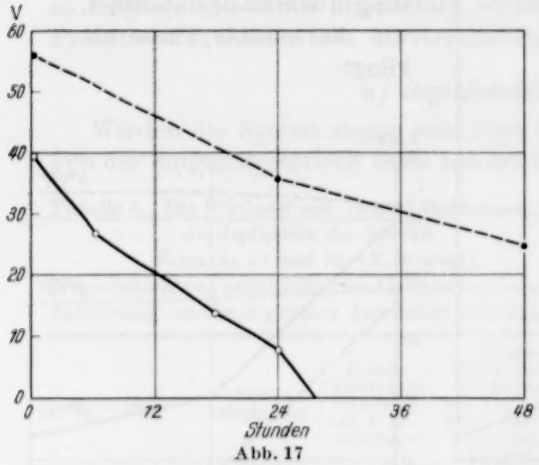

Abb. 17

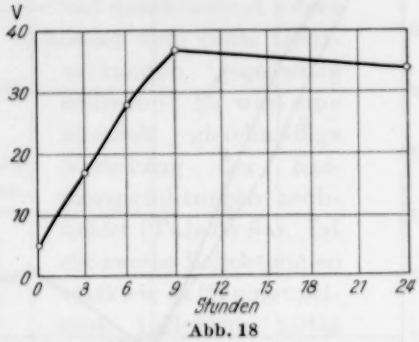

Abb. 18

Abb. 17. Die Beeinflussung der induzierten Polarität durch eine Kältebehandlung von verschiedener Dauer. Versuch 133 (*E. arvense*, untere Kurve) und Versuch 142 (*E. variegatum*, obere Kurve). Die Sporen wurden 3 Std nach der Aussaat belichtet und sofort anschließend für die auf der *Abszisse* genannte Zeit bei 5° aufbewahrt. *Ordinate*: Induktionsvektor

Abb. 18. Die Beeinflussung der induzierten Polarität durch eine Kältebehandlung, die zu verschiedenen Zeiten nach der Belichtung beginnt. Versuch 138 (*E. arvense*). Die Sporen wurden 3 Std nach der Aussaat 5 min belichtet und anschließend bis zum Beginn der Kältebehandlung für die auf der *Abszisse* angegebene Zeit unter normalen Bedingungen gehalten (Rotlicht, 25°). *Ordinate:* Induktionsvektor. Kältebehandlung 24 Std bei 5°

β) Hemmung des Stoffwechsels. Es wurde bereits ausgeführt, daß Vergiftung mit KCN oder Chloroform auch dann die Induktion abschwächt, wenn sie erst nach der Belichtung erfolgt. Dieser Effekt ist viel stärker als die Kältewirkung; daher kann hier viel exakter geprüft werden, wieviel Zeit nach der Belichtung verstreichen muß, damit eine darauffolgende Vergiftung die Induktion nicht mehr beeinträchtigt. Nach den Ergebnissen (Abb. 19) ist die Chloroformnarkose bereits 4 Std

nach der Belichtung nicht mehr wirksam, während nach 2—3 Std noch ein geringer Einfluß bemerkbar ist (Versuche an *E. variegatum*; bei 5 Wochen alten Sporen von *E. limosum* hörte die Wirkung erst nach einer Zwischenzeit von 6 Std auf, eine etwaige Altersabhängigkeit wurde nicht geprüft). Auch hier ist die Parallelität zum Abklingen der sensiblen Phase auffallend (vgl. Abb. 15, S. 79) und wird dadurch noch bemerkenswerter, daß das Chloroform auch nach 4 Std

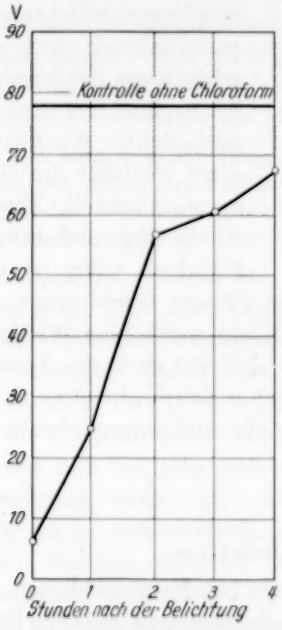

Abb. 19

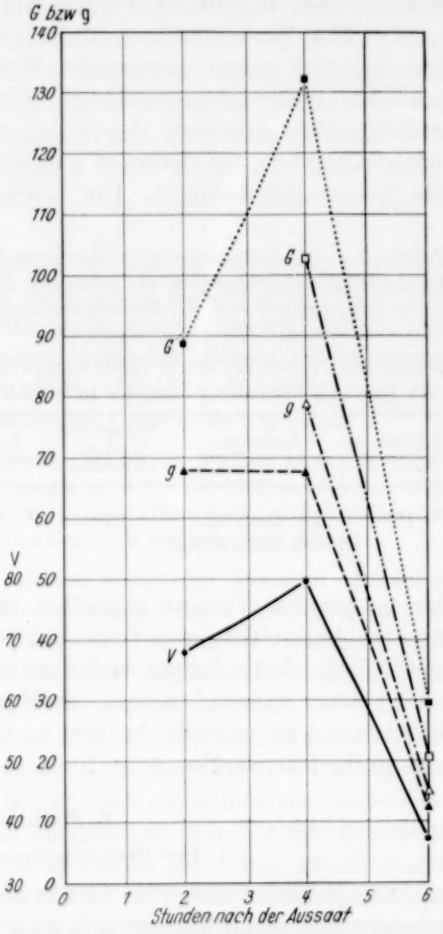

Abb. 20

Abb. 19. Die Empfindlichkeit der induzierten Polarität gegen Narkose zu verschiedenen Zeiten. Versuch 188 (*E. variegatum*). Die Sporen wurden 3 Std nach der Aussaat 1 min belichtet und anschließend zu den auf der *Abszisse* genannten Zeiten für 55 min in Chloroformatmosphäre (15 Tropfen je Liter) gebracht. *Ordinate:* Induktionsvektor

Abb. 20. Vergleich der zeitlichen Abhängigkeit der Narkoseempfindlichkeit und der Gegeninduktionsfähigkeit mit dem Ablauf der sensiblen Phase. Versuch 198 (*E. variegatum*). Die Sporen wurden entweder zu den auf der *Abszisse* angegebenen Zeiten belichtet (Kurve „*V*"; *Ordinate:* Induktionsvektor) oder 2 bzw. 4 Std nach der Aussaat belichtet und zu den auf der *Abszisse* angegebenen Zeiten narkotisiert (Kurven „*g*"; *Ordinate*: Giftwirkung) bzw. gegenbelichtet (Kurven „*G*"; *Ordinate:* Gegeninduktion). Alle Belichtungen und Gegenbelichtungen: 1 min Weißlicht, 2000 Lux. Narkose: 1 Std. Chloroform, 15 Tropfen je Liter. ●——● Verlauf der sensiblen Phase; □···□, ■·····■ Verlauf der Empfindlichkeit für Gegenbelichtung; △–·–△, ▲–––▲ Verlauf der Narkose-Empfindlichkeit; ■ ▲ Induktionsbelichtung 2 Std nach Aussaat; □ △ Induktionsbelichtung 4 Std nach Aussaat

die Induktion noch stark abschwächen kann, sofern die Sporen während dieser 4stündigen Zwischenzeit bei 5° gehalten werden, die sensible Phase also „konserviert" wird (Tabelle 9). — Ähnliche, wenn auch weniger klare Ergebnisse wurden mit KCN erhalten.

Aus den Versuchen kann daher geschlossen werden, daß auch die Stabilisierung gegen *ungerichtete* Einflüsse eng mit dem Ablauf der sensiblen Phase zusammenhängt. Dies würde bedeuten, daß die Giftwirkung nicht abhängig davon ist, wie lange vorher die Belichtung erfolgte, sondern nur davon, in welchem Stadium der Sensibilitätskurve die Sporen sich befinden. Um diese Annahme zu bestätigen, wurde ein Teil der Sporen zu Beginn, ein Teil gegen Ende des Sensibilitätsmaximums belichtet und anschließend nach verschiedenen Zeitintervallen narkotisiert oder gegenbelichtet. Wie Abb. 20 zeigt, verläuft die Giftempfindlichkeit[1] ebenso wie die Gegeninduktionsfähigkeit völlig parallel der im gleichen Versuch geprüften sensiblen Phase; 6 Std nach der Aussaat haben Gift und Gegenbelichtung kaum mehr eine Wirkung, gleichgültig, ob die Induktionsbelichtung 2 oder 4 Std nach der Aussaat erfolgt war, während ebenso unabhängig vom Zeitpunkt der ersten Belichtung 4 Std nach der Aussaat noch volle Gift- und Gegeninduktionswirksamkeit vorhanden ist.

Tabelle 9. *Die Wirkung einer Chloroform-Narkose 4 Std nach der Belichtung auf die induzierte Polarität in Abhängigkeit von der Zwischenbehandlung Versuch 193 (E. variegatum)*

Belichtung: 1 min Weißlicht (2000 Lux) 3 Std nach der Aussaat. Narkose: 12 Tropfen je Liter 50 min.

Belichtung (Uhrzeit)	Zwischenbehandlung	Beginn der Narkose (Uhrzeit)	Induktionsvektor
12^{05}	25°, Rotlicht	16^{20}	74
	5°, Dunkelheit		9

6. Diskussion

a) Der Primärvorgang der Induktion

Der Befund, daß die Lichtwirkung temperatur*unabhängig* ist, scheint zunächst im Widerspruch zu den Ergebnissen von KNAPP (1931) zu stehen, der bei *Fucus* eine klare Temperatur*abhängigkeit* zeigen konnte. Auch in den eigenen Versuchen trat anfangs eine derartige Abhängigkeit auf, die sich später leicht durch die Temperaturabhängigkeit der Vorgänge erklären ließ, die zum Erreichen der sensiblen Phase führen; denn in diesen ersten Versuchen war die Belichtungszeit noch nach Stunden bemessen, so daß die Änderung der Empfindlichkeit während der Belichtung ein bedeutendes Ausmaß erreichen konnte. Entsprechend lassen sich die Ergebnisse KNAPPs erklären. In allen späteren

[1] Der Zahlenwert für die Giftwirkung (g) ist — analog dem für die Gegeninduktion (G) — als Differenz zwischen dem Induktionsvektor des Versuchs und dem der Kontrolle gebildet.

Versuchen wurde sorgfältig darauf geachtet, die Temperaturwirkung so kurz zu halten, daß der Ablauf der sensiblen Phase nicht beeinflußt werden konnte. Unter diesen Bedingungen trat dann keine Temperaturabhängigkeit der Lichtwirkung mehr auf, so oft die Versuche auch wiederholt wurden. Auch die Wirksamkeit kürzester Lichtblitze und die in gewissen Grenzen vorhandene Gültigkeit des Reizmengengesetzes passen zu der Vorstellung, daß ein photochemischer Prozeß der begrenzende Faktor des Primärvorganges ist. Über eine etwaige Giftempfindlichkeit dieses Primärvorganges kann wegen der großen Giftempfindlichkeit der Folgereaktionen aus diesen Versuchen nichts entnommen werden.

Abweichungen vom Reizmengengesetz sind zu erwarten, wenn die Belichtungszeit zu lange gewählt wird, da in diesem Falle wieder die Änderung der Empfindlichkeit eine Rolle spielt. Darüber hinaus gilt jedoch dieses Gesetz auch nicht mehr im Bereich kürzester Belichtungszeiten bzw. höchster Lichtintensitäten; hier ist die Steigerung der Intensität wirksamer als die Verlängerung der Belichtungszeit.

Eine entsprechende Gesetzmäßigkeit wurde bei den phototropischen Reaktionen von *Avena* und *Phycomyces* gefunden (s. Bünning 1953, S. 406 und 407); doch kommt auch das Gegenteil vor: Nach Harder (1920) wirkt bei der phobischen Phototaxis der Blaualgen der Zeitfaktor stärker als der Intensitätsfaktor.

Abgesehen von diesen Extremfällen steigt die Reaktion zunächst etwa linear mit dem Logarithmus der Lichtmenge (Abb. 4, S. 67), in guter Übereinstimmung mit den UV-Versuchen von Whitaker (1942), die allerdings durch eine andere Maßzahl charakterisiert sind (diese Maßzahl ist mit dem Induktionsvektor insofern vergleichbar, als auch sie die reagierenden Sporen in Prozenten auszudrücken sucht). Warum nimmt nun bei sehr hohen Intensitäten die Induktion mit steigender Belichtung wieder ab? Dieser Effekt war eigentlich vorauszusehen; denn es ist verständlich, daß die Reaktionen sich auf der Lichtseite nicht beliebig steigern lassen, andererseits aber mit zunehmender Belichtung schließlich so viel Licht durch die Spore hindurchgeht, daß auch auf der Schattenseite eine merkliche Reaktion stattfinden kann. Mit weiter zunehmender Belichtung wird dann im wesentlichen nur noch die Reaktion auf der Schattenseite gesteigert und dadurch der Gradient wieder geringer. Bei noch stärkerer Belichtung dürften die Verhältnisse recht unübersichtlich werden, da dann auch die Reaktion der noch unempfindlichen Spätentwickler merklich zunehmen wird, während die der Normalentwickler das Maximum überschritten hat. Der Kurvenverlauf wird also durch das Verhältnis von empfindlichen zu unempfindlichen Sporen mitbestimmt, das wiederum von der (von Art zu Art verschiedenen) Streuung abhängt. Daher ist eine weitergehende Analyse dieser Kurve nicht möglich, sondern es läßt sich nur aus den Versuchen entnehmen, daß die maximale Depression im Kurvenverlauf bei einer

Lichtmenge eintritt, die etwa das 10—100fache derjenigen beträgt, bei der maximale Induktion erfolgt (vgl. Abb. 4, S. 67 und Abb. 5, S. 67). In der Größenordnung stimmt das gut mit den Durchlässigkeitsmessungen überein, die zum Vergleich mit dem Mikrospektrophotometer der Firma Zeiss durchgeführt wurden: Im Bereich 450 mμ läßt die Spore etwa 2—5% des einfallenden Lichtes durch. — Es soll noch hinzugefügt werden, daß in MOSEBACHs Tabelle 2 ebenfalls die stärkste Belichtung eine etwas weniger genaue Ausrichtung der Rhizoide bewirkte als die nächst geringere.

Das Ergebnis der Gegenbelichtungsversuche ist nach den Befunden MOSEBACHS und KNIEPS (1907) etwas befremdend. In den vorliegenden Versuchen mit kurzen Belichtungszeiten konnte durch eine passend gewählte Gegenbelichtung die Wirkung der ersten Belichtung genau aufgehoben und eine nahezu ideale Zufallsverteilung wiederhergestellt werden, während in den Versuchen der erwähnten Autoren mit mehrstündiger Belichtung von zwei entgegengesetzten Seiten oder auf dem Klinostaten die Sporen (bzw. *Fucus*-Eier) senkrecht zur Lichtrichtung bzw. Lichtebene keimten. Diese Differenzen, die offenbar auf die unterschiedliche Methode zurückzuführen sind, müßten noch aufgeklärt werden.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß schon sehr kurze Belichtungen eine Induktion bewirken können. Die dabei notwendige minimale Lichtmenge von 1500 erg/cm^2 (445 mμ; vgl. Abb. 7)[1] liegt jedoch noch um 4 Größenordnungen höher als der Schwellenwert für die erste positive phototropische Krümmung der *Avena*-Koleoptile, der zu 0,2 erg/cm^2 ermittelt wurde (436 mμ; DU BUY und NUERNBERGK 1934, S. 256). Andererseits erfordert aber die 50%ige Inaktivierung von $5 \cdot 10^{-5}$ g/ml IES in Gegenwart von Riboflavin etwa 500000 erg/cm^2 (450 mμ; GALSTON und BAKER 1949; für physiologische Konzentrationen liegen noch keine genauen Messungen des Energiebedarfs vor).

Da die Reizaufnahme in der *Equisetum*-*Spore* nicht in den Chloroplasten sondern im wandständigen Cytoplasma erfolgt (MOSEBACH) und da Strahlung über 500 mμ nicht mehr wirksam ist, liegt die Vermutung nahe, daß Riboflavin das verantwortliche Pigment ist. Der hier vorgenommene Vergleich der Wirksamkeit enger Spektralbezirke sollte diese Hypothese prüfen. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß bei unserem Objekt nicht die absolute Reizung einer lichtempfindlichen Stelle ausschlaggebend ist, sondern die Differenz der Reizungen auf den entgegengesetzten Seiten der Spore. Somit gelten hier die gleichen Überlegungen, die REINERT (1951) sowie BÜNNING und Mitarbeiter (1953) für den Phototropismus der *Avena*-Koleoptile und in gewisser Weise auch BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN (1956) für die positive Phototaxis bei *Euglena* anstellten. Nur sind die Absorptionsverhältnisse in der *Equisetum*-Spore noch komplizierter, da hier außer Karotinoiden zusätzlich noch Chlorophyll in den Strahlengang zwischen Licht- und

[1] Im kurzwelligen UV (280 mμ) liegt die Schwelle für *Fucus* noch um eine Größenordnung niedriger, nämlich bei etwa 100 erg/cm^2 (WHITAKER 1942).

Schattenseite eingeschaltet ist. Das Aktionsspektrum wird daher mitbestimmt durch die Absorptionsspektren der Gesamtheit aller im Sporeninneren vorhandenen Pigmente. So darf weder das Fehlen eines deutlichen Zwischenminimums bei 400 mμ (vgl. auch REINERT, Abb. 4) noch die Abnahme der Wirkung unter 400 mμ *gegen* eine maßgebliche Beteiligung des Riboflavins an der Reizaufnahme sprechen. Ebenso fehlt aber auch der Beweis *dafür*.

Daß MOSEBACH (Tabelle 11) im Gegensatz zu dem hier mitgeteilten Aktionsspektrum eine Zunahme der Wirkung von Blau zu UV fand, dürfte sich leicht daraus erklären, daß er im Blauen als polarisierenden Bereich nur Wellenlängen über 476 mμ einstrahlte, die ja schon relativ wenig wirksam sind, während sein UV von 300—405 mμ reichte, also auch die fast optimal polarisierende Strahlung um 400 mμ enthielt. Die weitere Abnahme der Wirkung von 366 nach 313 mμ scheint im Widerspruch zu den Ergebnissen WHITAKERS (1941) an *Fucus* zu stehen, doch gibt dieser selbst an, daß die Untersuchungen in diesem Bereich nur vorläufiger Natur sind. Die hier gefundenen Verhältnisse würden wiederum zum Riboflavin-Spektrum passen, ebenso wie der sehr starke Wirkungsanstieg, den WHITAKER (1941) bei *Fucus* unter 300 mμ fand (bei *Equisetum* wäre dieser Bereich noch zu prüfen).

Es gibt zahlreiche Hinweise für eine direkte Beteiligung des Wuchsstoffes an der Polaritätsinduktion; z. B. richten IES-Gradienten die Polarität bei *Fucus* so, daß das Rhizoid auf der wuchsstoffreicheren Seite entsteht (OLSON und DU BUY 1937; allerdings wurden hier sehr hohe Konzentrationen verwendet); hohe IES-Konzentrationen verhindern bei Moossporen eine polare Differenzierung (HEITZ 1940; v. WETTSTEIN 1953) — ein Ergebnis, das bisher bei *Equisetum* noch nicht erhalten werden konnte; IES ermöglicht bei *Equisetum* die Entstehung einer neuen Polarität in der Prothalliumzelle, die bei der inäqualen Teilung entstanden ist (vgl. S. 74). Es liegt also nahe, die Primärwirkung der Polaritätsinduktion durch Licht in der Herstellung eines Wuchsstoffgradienten in der Spore zu sehen, hervorgerufen durch einseitige IES-Zerstörung. Diese von WHITAKER (1941) für die UV-Wirkung geäußerte Vermutung ließe sich bei Beteiligung von Riboflavin auch auf die Wirkung des sichtbaren Lichtes übertragen; doch steht dieser einleuchtenden Hypothese vorläufig entgegen, daß hohe IES-Konzentrationen, während der Belichtung geboten, die Induktion nicht so nachhaltig hemmen, wie zu erwarten wäre[1] — ein Einwand, den auch WHITAKER später (1942) auf Grund neuer Versuche gegen seine eigene eben erwähnte Hypothese geltend machte. Ob zudem die Energien ausreichend sind, ist nach dem oben (S. 84) Gesagten noch nicht sicher zu beantworten.

b) Die sensible Phase

Im typischen Fall sind die Sporen bei der Aussaat zunächst unempfindlich gegen Licht und müssen erst eine Entwicklungsphase von einigen Stunden durchlaufen, bis sie das Maximum der Lichtempfindlichkeit

[1] Dabei wird stillschweigend die unbewiesene Annahme gemacht, daß IES rechtzeitig in genügend hoher Konzentration von der Zelle aufgenommen wird.

erreicht haben. Diese Tatsache ist lange bekannt (MOSEBACH; vgl. auch WINKLER 1900 an *Cystosira*). Daß es sich dabei nicht einfach um eine Wirkung der Quellung handelt, ist einleuchtend, da diese nach RUMBERG (1932) im wesentlichen bereits wenige Minuten nach der Aussaat beendet sein dürfte. Hier konnte zusätzlich gezeigt werden, daß die sensible Phase temperaturabhängig ist, und zwar in zweifacher Weise: Der langsamere Anstieg der Empfindlichkeit bei niederer Temperatur läßt sich zwanglos als Stoffwechselabhängigkeit der zugrunde liegenden Vorgänge deuten; dagegen können die Unterschiede in der Höhe der Empfindlichkeit im Maximum der sensiblen Phase bei verschiedener Temperatur vielleicht so erklärt werden, daß mit abnehmender Temperatur die Entwicklungsvorgänge von Spore zu Spore immer weniger synchron verlaufen.

Da der Empfindlichkeitsanstieg von der Belichtung praktisch unabhängig ist, kann die Photosynthese hier noch keine wesentliche Rolle spielen. Der Energielieferant für diesen Teil des Stoffwechsels dürfte daher das Reservematerial der Spore sein. Mit zunehmender Veratmung dieses Reservematerials bei längerer Lagerung muß der Stoffwechsel erschwert und damit der Empfindlichkeitsanstieg (und -abfall) ähnlich verlangsamt werden wie durch Erniedrigung der Temperatur. — Aus methodischen Gründen war es bisher leider noch nicht möglich, die Wirkung von Stoffwechselgiften oder Narkose auf den Empfindlichkeits*anstieg* zu untersuchen. Daß die sensible Phase durch Narkose am *Abklingen* gehindert wird, paßt zu den hier entwickelten Vorstellungen.

Der Empfindlichkeitsabfall wird zwar durch die Photosynthese deutlich begünstigt, doch kann diese Phase auch noch ohne Licht ablaufen. Dies ist insofern bemerkenswert, als die späteren Entwicklungsschritte notwendig an Licht gebunden sind: Die inäquale Teilung findet nicht mehr im Dunkeln statt (vgl. SCHULZ 1902, für *E. arvense* und *E. palustre*; bestätigt durch eigene Beobachtungen)[1].

Die Artenverschiedenheiten im Kurvenverlauf dürften ebenfalls weniger auf grundsätzliche Unterschiede im Verhalten der einzelnen Spore als vielmehr auf ein unterschiedliches Ausmaß der Streuung innerhalb der Population zurückzuführen sein.

[1] *Anmerkung bei der Korrektur:* Auf die inzwischen erschienenen „Untersuchungen über die Keimungsphysiologie der Sporen von *Equisetum arvense* und *Equisetum limosum*" von M. WOLLERSHEIM [Z. Bot. **45**, 145 (1957)] kann nicht mehr eingegangen werden. Sofern sich die Ergebnisse mit den hier mitgeteilten berühren, stimmen sie grundsätzlich überein (z. B. Abhängigkeit der Versuchsergebnisse vom Standort der Sporophyten, Haltbarkeit der Sporen bei niederen Temperaturen, nur noch geringfügige Abhängigkeit der Entwicklungsvorgänge im Bereich von 20° im Gegensatz zu tieferen Temperaturen, schnelle Veratmung des Reservematerials bei der Lagerung). Die Differenzen in den Angaben über die Notwendigkeit des Lichtes für die ersten Keimungsstadien dürften teilweise auf der unterschiedlichen Methode beruhen; doch verhalten sich nach SCHULZ (1902) auch die verschiedenen Arten darin unterschiedlich (vgl. die Angaben dieses Autors für *E. arvense* und *E. palustre* einerseits und *E. silvaticum* andererseits; SCHULZ, Abb. 7 und 8).

Die im Vorangegangenen verwendeten Formulierungen enthielten die Voraussetzung, daß die sensible Phase wirklich Unterschiede in der Beeinflußbarkeit charakterisiert, insbesondere daß die Sporen erst allmählich das Maximum der Lichtempfindlichkeit erreichen. Eine andere Möglichkeit zieht jedoch WHITAKER (1941) bei den grundsätzlich gleichen Vorgängen bei *Fucus* in Erwägung; diese würde auf *Equisetum* übertragen bedeuten: Die Sporen sind unmittelbar nach der Aussaat bereits ebenso leicht durch Licht induzierbar wie im „Maximum der sensiblen Phase", aber die Induktion klingt langsam wieder ab. Nur zu einer Zeit, die früh genug ist, daß eine Einwirkung noch möglich ist, aber spät genug, daß der Ausgleich des entstandenen Gradienten nicht mehr in erheblichem Maße ablaufen kann, ist demnach eine Belichtung voll wirksam, und diese Zeit ist die sensible Phase. Die Hinweise für ein allmähliches Abklingen der Induktion, die in den Gift- und Kälteversuchen der vorliegenden Arbeit gefunden wurden (s. unten), würden diese Auffassung stützen. Eine eindeutige experimentelle Entscheidung steht noch aus.

c) Die Stabilisierung

Nach dem Maximum der sensiblen Phase laufen in der Spore Vorgänge ab, die schließlich zur Ausbildung einer stabilen Polarität führen. Ihre erste anatomisch erkennbare Wirkung besteht in einer gegensinnigen Verlagerung der Chloroplasten und des Zellkerns (NIENBURG 1924), die dann zur inäqualen Teilung der Zelle führt. Es ist klar, daß damit die Beeinflußbarkeit durch Licht aufhören muß. Doch ist damit noch nicht eine Parallelität zwischen Abklingen der sensiblen Phase („Desensibilisierung"), Stabilisierung und Entwicklungsvorgängen selbstverständlich. Es wäre einmal denkbar, daß die Sensibilität gegen Licht schon abgeklungen ist, daß der durch Licht induzierte Zustand jedoch noch labil ist, d. h. durch experimentelle Eingriffe wie Vergiftung noch beeinflußt werden kann. Andererseits könnte eine einmal eingeleitete Induktion eine Reaktionskette in Gang setzen, die zur Stabilisierung bereits zu einem Zeitpunkt führen würde, zu dem die Spore ohne die vorangegangene Lichtwirkung noch sensibel wäre. Nun konnte aber nachgewiesen werden, daß Desensibilisierung und Stabilisierung nicht nur im Normalfall parallel laufen, sondern daß diese Vorgänge auch in gleicher Weise durch Kälte und Gift verlangsamt werden.

Eine so weitgehende Parallelität spricht dafür, daß die Stabilisierung mit der Desensibilisierung ursächlich verknüpft ist. Die Vermutung liegt nahe, daß die Desensibilisierung gegen eine Induktionsbelichtung nichts anderes ist als die Stabilisierung einer labilen Polarität, die schon vorher in der reifen Spore vorhanden war. Eine Belichtung würde auf diese autonome Polarität ebenso umorientierend wirken wie eine zweite Belichtung auf die lichtinduzierte Polarität. Damit wäre wieder die alte Frage berührt, ob die Polarisierung bei völligem Fehlen eines richtenden Außenfaktors in zufälliger Weise in einer vorher wirklich apolaren

Spore erfolgt oder ob die Spore von Anfang an eine labile Polarität besitzt, die normalerweise durch die Wirkung einseitiger Belichtung überkompensiert wird. Eine endgültige Entscheidung zugunsten der zweiten Alternative steht noch aus.

Der zu stabilisierende Zustand bleibt auf die Dauer nicht unverändert, sondern sucht sich wieder auszugleichen; wird nämlich die Stabilisierung hinausgezögert, so hat die schließlich stabilisierte Polarität weniger Beziehung zur Induktionsrichtung als die ursprünglich induzierte labile.

Eine solche Verzögerung der Stabilisierung und damit Abschwächung der Induktion werden alle Faktoren bewirken können, die in dieser Zeit die Entwicklung hemmen, also in erster Linie Stoffwechselgifte, Narkotica und niedere Temperatur, aber auch jede andere reversible Schädigung, wie sie etwa durch überoptimale Wuchsstoffkonzentrationen oder durch Einwirkung hypertonischer Lösungen hervorgerufen werden kann. Die „Induktionsverminderung" durch diese Faktoren wäre hier also eine ganz unspezifische Hemmwirkung auf die Stabilisierung (im Gegensatz zu den eingangs erwähnten direkt induzierenden Wirkungen solcher Faktoren bei *Fucus*, wenn sie als Gradienten vorliegen). Ob dies auch für die Fälle gilt, in denen die genannten Chemikalien die Induktion beeinträchtigen, wenn sie *während* oder sogar *vor* der Belichtung zur Einwirkung kommen oder ob hier außerdem ein direkter Einfluß auf die Induktion selbst vorliegt, kann noch nicht entschieden werden, solange die Methodik nicht eine sofortige restlose Entfernung der Stoffe nach der Behandlung gewährleistet.

Auch eine andere Erklärung wäre noch möglich: Die induzierte labile Polarität ist ein thermodynamisch unwahrscheinlicher Zustand, der bis zur erfolgten Stabilisierung nur durch dauernde Energiezufuhr aufrechterhalten werden kann. Eine Hemmung des Stoffwechsels würde daher einen schnellen Ausgleich dieser Asymmetrie bewirken.

Die „Induktionsverminderung" durch Gift- oder Kältebehandlung nach der Belichtung dürfte ein weiterer wichtiger Hinweis dafür sein, daß zunächst als *labile Polarität* ein *stofflicher Gradient* entsteht („Gefällepolarität" nach KÜHN). Dieser bestimmt die Richtung der stabilen Polarität, die durch Zentrifugieren (9—10 Std nach der Aussaat, vgl. MOSEBACH) nicht mehr zerstört werden kann. Die *stabile Polarität* ist also offenbar in diesem Stadium *submikroskopisch-strukturell* und bewirkt im weiteren Verlauf der Entwicklung die polare morphologische Differenzierung, wie sie in der inäqualen Teilung zum Ausdruck kommt.

Nach der inäqualen Teilung ist die Polarität in den Tochterzellen nicht mehr sehr stabil. Schon MOSEBACH hatte gezeigt, daß sich die *Rhizoidzelle* durch Licht neu polarisieren läßt; hier wurde nun gefunden, daß unter dem Einfluß von IES in der *Prothalliumzelle* eine neuorientierte Polarität auftreten kann. Dieses Ergebnis wird noch ergänzt durch gelegentliche Beobachtungen über das Auswachsen der Prothalliumzelle zum Protonema, das durch langwelliges Rotlicht ausgelöst werden kann (vgl. MOHR 1956b bei *Dryopteris*); das Protonema treibt nämlich bei *Equisetum* nicht immer gegenüber der Rhizoidzelle aus sondern häufig quer oder sogar im spitzen Winkel zur ursprünglichen

Polaritätsachse. Möglicherweise handelt es sich dabei um Artverschiedenheiten. Diese Erscheinung verdient noch weiter untersucht zu werden.

Zusammenfassung

Untersuchungen an mehreren *Equisetum*-Arten ergaben:

1. Die induzierende Wirkung des Lichtes ist weitgehend eine Funktion der Lichtmenge. Das Reizmengengesetz ist in einem Intensitätsbereich von 1:625 annähernd gültig; bei noch größeren Unterschieden ist eine Erhöhung des Intensitätsfaktors wirksamer als eine Verlängerung des Zeitfaktors. — Eine Belichtungszeit von $^1/_{1000}$ sec (Elektronenblitz) wirkt im Bereich 445 mμ noch deutlich polarisierend.

2. Im Bereich starker, kurzer Belichtungen geht die Zunahme der Induktion mit steigender Lichtmenge nur bis zu einem Optimum; weitere Steigerung der Belichtung bedingt wieder eine Abnahme der Induktion. Erklären läßt sich dies durch zunehmende Reaktion auch auf der Schattenseite, da die Spore im Bereich der wirksamen Wellenlängen etwa 5% der Strahlung durchläßt.

3. Die Lichtwirkung nimmt unterhalb 400 mμ mit kürzeren Wellenlängen wieder ab.

4. Die Induktion ist unabhängig von der Temperatur während der Belichtung.

5. Die sensible Phase wird in Dunkelheit und in Rotlicht etwa gleich schnell erreicht, klingt aber in Rotlicht schneller wieder ab.

6. Die sensible Phase wird bei niederer Temperatur mit großer Verzögerung erreicht und klingt dann nur sehr langsam wieder ab. Das Maximum der Lichtempfindlichkeit ist bei Kälte-Vorbehandlung weniger ausgeprägt als bei normaler Temperatur.

7. Auch Chloroformnarkose verzögert das Abklingen der sensiblen Phase stark.

8. Durch eine zweite, entgegengesetzte Belichtung kann die polarisierende Wirkung der ersten aufgehoben oder überkompensiert werden.

9. Kurzfristige Vergiftung bzw. Narkose oder längerdauernde Kältewirkung im Anschluß an die Belichtung reduziert die Induktion; im Extremfall wird die Induktion völlig aufgehoben. Indolylessigsäure und Plasmolytica wirken ähnlich, aber weniger ausgeprägt.

10. Das Fortschreiten der Stabilisierung verläuft synchron mit dem Abklingen der sensiblen Phase. Narkose und niedere Temperatur verlangsamen die Stabilisierung ebenso wie das Abklingen der sensiblen Phase. Eine induzierte labile Polarität wird also in dem Maße stabilisiert, wie die Sensibilität abnimmt, gleichgültig, zu welchem Zeitpunkt die Induktionsbelichtung erfolgt ist.

11. Indolylessigsäure veranlaßt bei einem hohen Prozentsatz der Sporen eine erneute inäquale Teilung in der Prothalliumzelle, so daß Keimlinge mit zwei Rhizoidzellen entstehen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für eine großzügige Sachbeihilfe, mit der die Untersuchungen unterstützt wurden.

Ferner danke ich Frl. R. BRANDT und den Herren H. ETZOLD, W. KÖNITZ und H. J. REISENER für zuverlässige Hilfe beim Auszählen der Sporen.

Literatur

ANGERER, E. v.: Wissenschaftliche Photographie, 5. Aufl. Leipzig 1952. — BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, 3. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953. — BÜNNING, E., I. DORN, G. SCHNEIDERHÖHN u. I. THORNING: Zur Funktion von Laktoflavin und Carotin beim Phototropismus und bei lichtbedingten Wachstumsbeeinflussungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 333—340 (1953). — BÜNNING, E., u. G. SCHNEIDERHÖHN: Über das Aktionsspektrum der phototaktischen Reaktionen von Euglena. Arch. Mikrobiol. **24**, 80—90 (1956). — BUY, H. G. DU, u. E. NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. Erg. Biol. **10**, 207—322 (1934). — CASTLE, H.: Notes on the gametophyte of Equisetum arvense in sterile media. Bot. Gaz. **114**, 323—328 (1953). GALSTON, A. W., and R. S. BAKER: Studies on the physiology of light action. II. The photodynamic action of riboflavin. Amer. J. Bot. **36**, 773—780 (1949). — HARDER, R.: Über die Reaktionen freibeweglicher pflanzlicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität. Z. Bot. **12**, 353—462 (1920). — HEITZ, E.: Die Polarität keimender Moossporen. Verh. schweiz. naturforsch. Ges. **120**, 168—170 (1940). — KNAPP, E.: Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Fucaceen-Eiern. I. Zur Kenntnis der Polarität der Eier von Cystosira barbata. Planta (Berl.) **14**, 731—751 (1931). — KNIEP, H.: Beiträge zur Keimungs-Physiologie und -Biologie von Fucus. Jb. wiss. Bot. **44**, 635—724 (1907). — KÜHN, A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1955. — LOWRANCE, E. W.: Determination of polarity in Fucus eggs by temperature gradients. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med. **36**, 590—591 (1937). — MEYER, A. E. H. u. E. O. SEITZ: Ultraviolette Strahlen, 2. Aufl., Berlin 1949. — MOHR, H.: Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. Planta (Berl.) **46**, 534 bis 551 (1956a). — Die Abhängigkeit des Protonemawachstums und der Protonemapolarität bei Farnen vom Licht. Planta (Berl.) **47**, 127—158 (1956b). — MOSEBACH, G.: Über die Polarisierung der Equisetumspore durch das Licht. Planta (Berl.) **33**, 340—387 (1943). — NIENBURG, W.: Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung der Equisetumspore. Ber. dtsch. bot. Ges. **42**, 95—99 (1924). — OLSON, R. A., and H. G. DU BUY: The role of growth substance in the polarity and morphogenesis of Fucus. Amer. J. Bot. **24**, 611—615 (1937). — REINERT, J.: Über die Wirkung von Riboflavin und Carotin beim Phototropismus von Avenakoleoptilen und bei anderen pflanzlichen Lichtreizreaktionen. Z. Bot. **41**, 103—122 (1953). — RUMBERG, J.: Entwicklungsgeschichte der Prothallien von Equisetum silvaticum L. und Equisetum palustre L. Planta (Berl.) **15**, 1—42 (1932). — SCHULZ, N.: Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Sporen der Moose, Farne und Schachtelhalme. Beih. bot. Zbl. **11**, 81—97 (1902). — WETTSTEIN, D. v.: Beeinflussung der Polarität und undifferenzierte Gewebebildung aus Moossporen. Z. Bot. **41**, 199—226 (1953). — WHITAKER, D. M.: The effect of unilateral ultraviolet light on the development of the Fucus egg. J. Gen. Physiol. **24**, 263—278 (1941). — Ultraviolet light and the development of Fucus eggs as affected by auxin and p_H. Biol. Bull. **82**, 127—137 (1942). — WHITAKER, D. M., and W. E. BERG: The development of Fucus eggs in concentration gradients: A new method for establishing steep gradients across living cells. Biol. Bull. **86**, 125—129 (1944). — WINKLER, H.: Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von Cystosira barbata. Ber. dtsch. bot. Ges. **18**, 297—305 (1900).

Dr. WOLFGANG HAUPT, Botanisches Institut der Universität, Tübingen, Wilhelmstraße 5

Planta, Bd. 49, S. 91—102 (1957)

Aus der Forschungsanstalt für Heilpflanzen, Prag

ZUR FRAGE DES SOGENANNTEN GOLGI-APPARATES („APPARATO RETICOLARE INTERNO")

Von

P. MILOVIDOV

Mit 4 Textabbildungen

(Eingegangen am 19. Oktober 1956)

In der letzten Zeit bestreben sich von neuem einige Autoren, die Unabhängigkeit des sogenannten Golgi-Apparates vom Zellvacuom nachzuweisen. Bei der Untersuchung dieser Zellstruktur spielt die Methodik (Fixierung, Färbung bzw. Imprägnierung) eine große Rolle, weil eben diese Methodik oft darüber entscheidet, ob der Golgische Apparat bzw. Golgische Elemente an den mikroskopischen Präparaten überhaupt erscheinen oder, im positivem Falle darüber, wie diese Strukturen aussehen. Man diskutiert dabei nicht selten, ob einige Strukturen, die als Golgische angesehen werden, Chondriosomen oder deren Überreste seien. Es gibt im ganzen zweierlei Grundmethoden zur Darstellung des Golgi-Netzapparates: die auf der Imprägnierung mit Silber (GOLGI, CAJAL, DA FANO, AOYAMA) und die auf Behandlung mit Osmiumtetroxyd basierenden Methoden (WEIGL, KOPSCH, KOLATCHEV). Dabei haben beide Methoden ihre Vorteile und Nachteile. Silbermethoden gründen sich auf die allgemeine Eigenschaft des Vacuoms, das Silbernitrat zu reduzieren, sie können aber gleichzeitig auch Chondriosomen imprägnieren. Minder spezifisch sind die Osmiummethoden, die auch Chondriomelemente fixieren; sie rufen aber nicht selten ihre Alterierung (Kavulation) hervor. Durch die Bildung von Bläschen mit tiefer gefärbter Peripherie bei dieser Kavulation kann man die Entstehung der sogenannten „osmiophilen Plättchen" (BOWEN) erklären, die als Golgische Elemente angesehen werden. Die Ergebnisse beider Methoden sind nicht immer sicher, da sie auch Chondriosomen demonstrieren und an ihnen Änderungen hervorrufen. Daraus stammt eine bedeutende Differenz in den Ansichten über die Natur der so demonstrierten Zellstrukturen.

Nach den klassischen Arbeiten von GUILLIERMOND (1927, 1929, 1935) an pflanzlichen und von PARAT (1928) an tierischen Zellen besteht wohl kein Zweifel daran, daß der sogenannte Golgi-Apparat das mit bestimmten Methoden fixierte und gefärbte bzw. imprägnierte Vacuom darstellt, dessen Inhalt bei verschiedenen Pflanzen- und Tierarten selbstverständlich sehr verschieden sein kann. Daher können auch die Ergebnisse der Anwendung der erwähnten histologischen Methoden etwas verschieden sein.

Man kann vermuten, daß auch nicht alle Vacuomelemente der Zelle immer dieselbe Substanz im gleichen Zustand enthalten können, womit die eventuell verschiedenen Reaktionen einiger seiner Elemente mit verschiedenen Reagentien erklärt werden könnten. Die Möglichkeit der Existenz von Vacuomelementen mit verschiedenen Eigenschaften in einer und derselben Zelle wurde schon nachgewiesen (vgl. Guilliermond 1935, S. 206), was sich z. B. in ihrer ungleichen Färbbarkeit mit Neutralrot usw. äußert. Der Golgi-Apparat stellt also das Vacuom dar, welches vielleicht auch sehr seltene chemische Verbindungen in verschiedenen Zuständen enthalten kann. Gewiß aber existiert kein besonderes selbständiges Golgi-System, welches sich nicht mit den Vacuomelementen und eventuell auch den Chondriomelementen deckt. In diesem Zusammenhang möchte ich hier über einige meiner Erfahrungen bei der Demonstrierung des Golgi-Apparates in mikroskopischen Dauerpräparaten berichten, die sich mit einfacher Methodik an Buchweizen-Wurzelspitzen ausführen ließ.

Experimenteller Teil

Methodisches

Junge Keimwürzelchen von *Fagopyrum esculentum* Moench. und *Fagopyrum tataricum* Gaertn. wurden mit Nawaschinschem Gemisch (15 T. 1% Chromsäure + 4 T. Formalin + 1,5 T. Eisessig) 24 Std lang fixiert und in üblicher Weise zur Herstellung von Serienmikrotomschnitten weiter behandelt. Andere Proben wurden mit Carnoyschem Alkohol-Chloroform-Eisessig (6:3:1) fixiert. Ein Teil dieser Schnitte wurde mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin gefärbt, an einem anderen Teil die Feulgensche Nuclealreaktion ausgeführt; weitere Schnitte wurden nach der Entfernung des Paraffins in Xylol gewaschen und dann ohne weitere Behandlung in Kanadabalsam eingeschlossen. Einige gekeimte Samen wurden mit den Würzelchen für 96 Std in destilliertes Wasser, Parallelproben dieselbe Zeit in 0,01% Colchicinlösung eingetaucht, mit Nawaschinscher Flüssigkeit fixiert und, wie oben angegeben, gefärbt. Als Kontrastfarbstoffe dienten Lichtgrün und Eosin. Außerdem wurden Quetschpräparate der Wurzelspitzen in Neutralrotlösung, in 5% $FeCl_3$, in 1% Chromsäure, 3% Kaliumbichromat u. a., untersucht.

Besprechung der Ergebnisse

An den gefärbten Präparaten habe ich klassische Bilder des typischen Golgi-Netzapparates der verschiedenen möglichen Arten gefunden; er bestand aus Faden-, Faser- und Tropfenelementen, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbten, so daß dieser Apparat auch farblich den imprägnierten Strukturen völlig entspricht (Abb. 1 und 2). Es war möglich, alle Übergänge des Netzapparates bis zu typischen großen, mit Körnchen gefüllten oder leeren Flüssigkeitsvacuolen zu verfolgen. Alle diese Gebilde sind typische Vacuomelemente; sie entsprechen weitgehend den Abbildungen in den klassischen Abhandlungen von Guilliermond u. a. (vgl. Guilliermond 1927, Taf. III, Fig. 4—16 und Taf. IV,

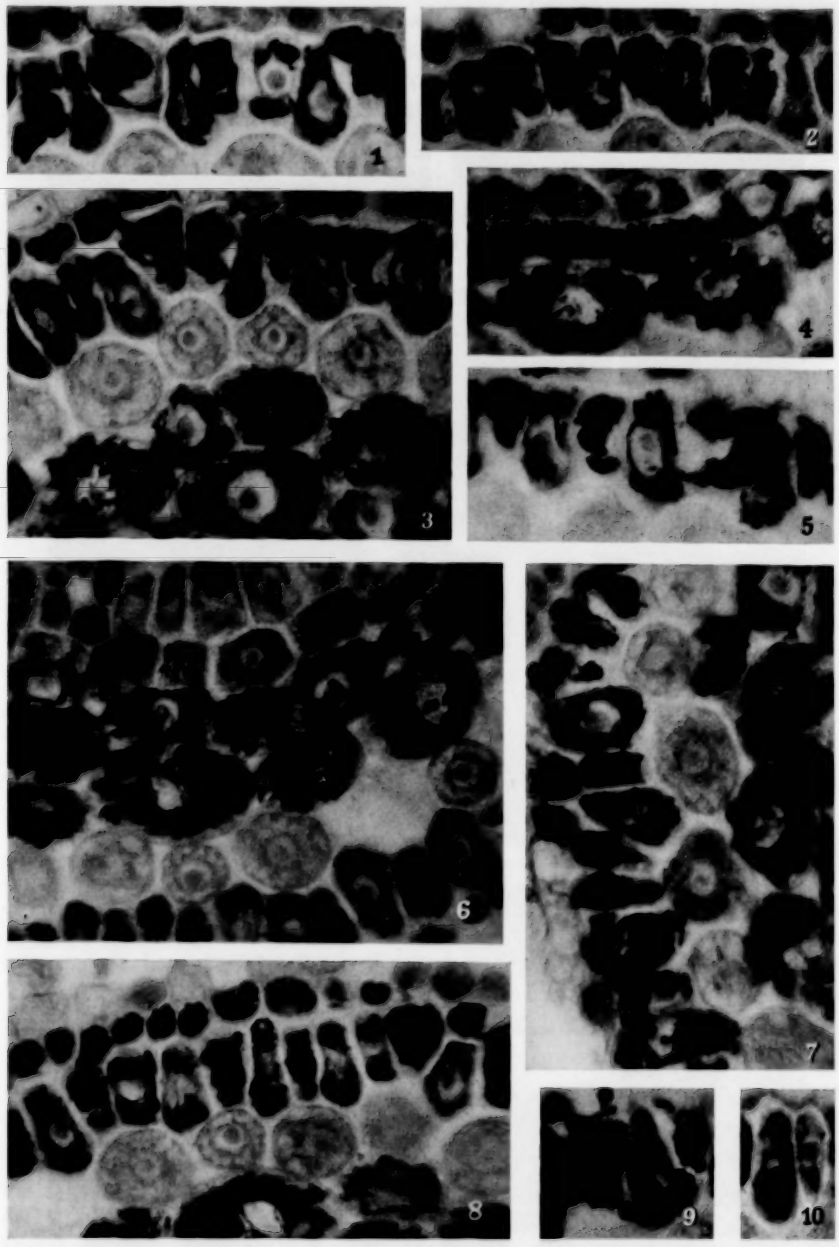

Abb. 1

Abb. 1 u. 2 (Abb. 2: auf S. 94). Zellen der jungen Wurzelspitzen von *Fagopyrum esculentum* und *F. tataricum* mit den verschiedenen Entwicklungsstadien des Golgi-Apparates (Vacuom). Fixierung nach NAWASCHIN, Färbung nach HEIDENHAIN. Objektive: Zeiss Apochromate HI 60 und 90. Okular Leitz Periplan 10 ×. Vergrößerung nach der Reproduktion etwa 550—600 × bzw. 900—1000 × (Abb. 2, Fig. 4, 8). Photo A. SUCHÁ

Fig. 1—10: typisches Golgi-Netz; Taf. IV, Fig. 11—17: Kanälchen mit gefärbten Rändern. Erbsenwurzeln, Imprägnierung nach da Fano).

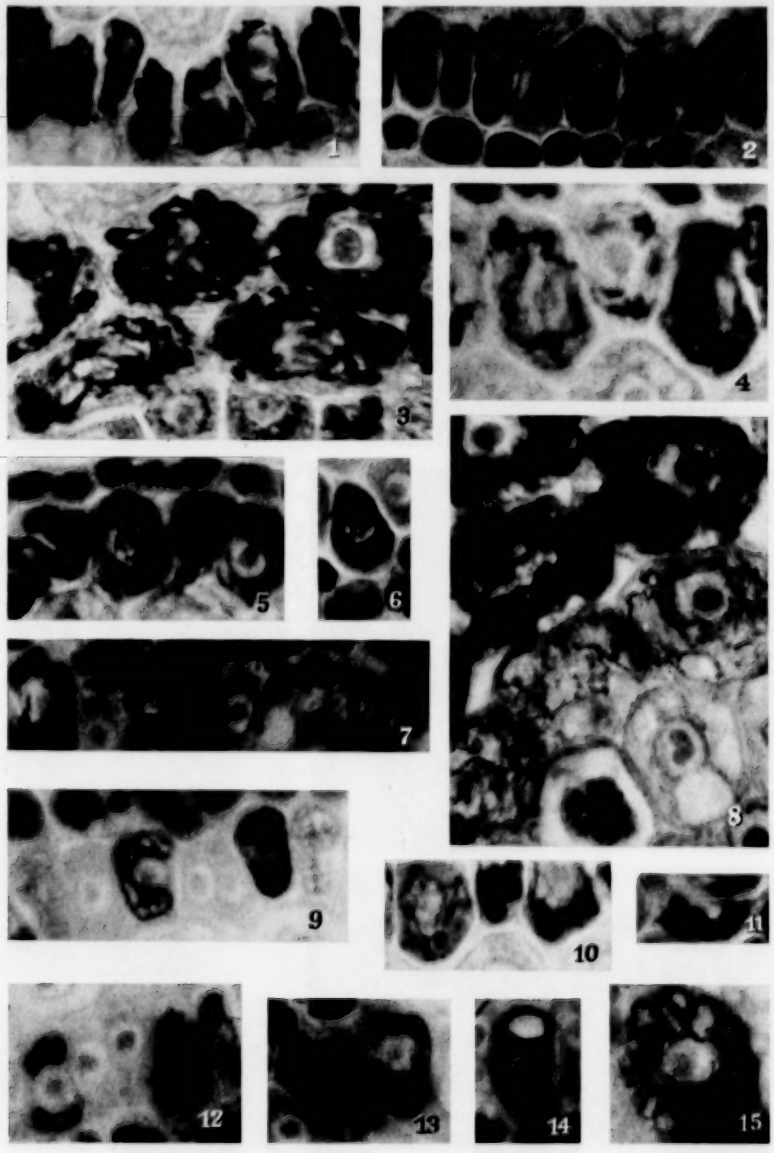

Abb. 2

Es ist bemerkenswert, daß sich diese Strukturen in den Präparaten nach der Anwendung so einfacher und allgemein verwendeter Methodik

erhalten haben. Ihre Verteilung auf den Querschnitten der Wurzelspitzen war gewöhnlich die folgende: in den Dermatogenzellen sind typische Golgische Netzwerke sichtbar; dabei sind entweder fast alle Zellen mit diesem Apparat versehen oder sie wechseln mit „leeren" Zellen ab. Die erste Periblemschicht besteht aus Zellen, die keine solchen Gebilde enthalten und nur ungefärbte typische Vacuolen im grauen Cytoplasma erkennen lassen. Weitere 2—3 Zellschichten (zuweilen aber auch einzelne Zellen der ersten Periblemschicht) enthalten schwarz gefärbte Golgi-Strukturen (Abb. 3). Morphologisch gesehen sind hier

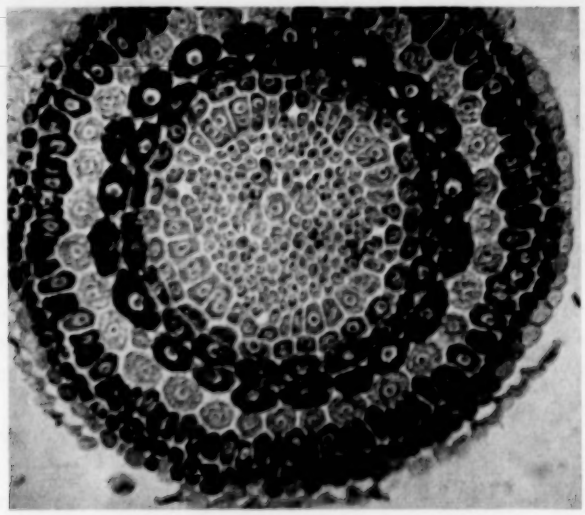

Abb. 3. Querschnitt durch die junge Wurzelspitze von *Fagopyrum tataricum*. Verteilung der Zellen mit den gefärbten Golgi-Strukturen (Vacuomelementen). Fixierung nach NAWASCHIN, Färbung nach HEIDENHAIN. Objektiv Meopta 25, Okular Leitz Periplan 10 ×. Vergrößerung nach der Reproduktion etwa 250 ×. Photo A. SUCHÁ

alle möglichen, typischen Formen des Golgi-Apparates oder seiner Elemente (besonders in den tieferen Zellschichten) sichtbar; diese Elemente, sogenannte Dictyosomen, sind runde oder ovoide Körperchen (kleine Vacuolen), welche aus einer chromophoben Substanz bestehen, die von einer chromophilen umgeben ist; diese letztere kann an einer Seite dicker sein (Halbmondform) oder in der Vacuolenmitte körnchen- oder stäbchenförmig gestaltet sein. Ähnliche Vacuomelemente können auch unregelmäßig geformt sein, so daß die in ihnen peripherisch angelegten gefärbten Substanzen unregelmäßig konturiert erscheinen (Abb. 1, Fig. 6). Obwohl diese sehr verschiedenen Körperchen, die sich mit Osmiumtetroxyd schwärzen, kein Netz bilden, werden sie doch gewöhnlich auch zum Golgi-Apparat zugezählt, und das nur deswegen, weil sie sich mit Osmium und Silber ähnlich wie der Netzapparat imprägnieren

lassen. Die Fäserchen des Apparates sind zuweilen sehr fein (Abb. 1, Fig. 3, 5, 6 und 8; Abb. 2, Fig. 2 und 10), auch bloß punktiert (feine Niederschläge?); anderswo wiederum erscheinen sie dicker, auch unregelmäßig verdickt mit Köpfchen (Abb. 1, Fig. 9; Abb. 2, Fig. 2 und 11), was für die Vitalfärbung des Vacuoms mit Neutralrot oft typisch ist. Sie verbinden die gröberen Enden des Apparates und bilden so ein Netz oder ein Knäuel um den Zellkern herum. Die Strukturen können ein- oder beiderseitig an den Zellpolen polarisiert sein. Noch anderswo ähneln diese Fädchen völlig den Chondriosomen. Der besondere Vorteil dieser Methode zur Darstellung des Golgi-Apparates liegt aber gerade darin, daß hier keine echten Chondriomelemente mitanwesend sind, da sie nach der Nawaschinschen Fixierung verschwinden und an unseren Präparaten auch niemals gefunden wurden. Hier haben sich also nur die Vacuomelemente offenbart, und es besteht also keine Gefahr, daß diese Elemente mit den Chondriomelementen verwechselt werden könnten.

In den Periblemzellschichten, die nahe dem Plerom liegen, enthalten die Zellvacuolen hauptsächlich Körnchen verschiedener Größe, welche nach dem Wurzelinnern allmählich kleiner werden und dann verschwinden, so daß die typischen Vacuolen sich dann wie ungefärbte Lücken von dem hellgrauen, für die Eisenhämatoxylin-Färbung charakteristischen Cytoplasmagrund abheben. Auch in einzelnen Pleromzellen können diese Niederschläge erscheinen (Abb. 4).

In den Zellen mit dem typischen Golgi-Netzapparat wurden die Teilungsfiguren nicht gefunden; selten wurden diese Figuren in solchen Zellen gesehen, die mit den kleineren Golgischen Elementen (Dictyosomen, Körnchen, Kanälchen) erfüllt sind. Diese Körperchen befinden sich nur an den Zellpolen oder sie umringen die ganze Figur. In den Spindelraum dringen diese Elemente jedoch niemals ein. Normalerweise finden sich die Teilungsfiguren aber in den ganz „reinen" Zellen, die zu den Nachbarzellen, die den Golgi-Apparat enthalten, in auffälligem Kontrast stehen[1]. In einigen Fällen ist es genügend, die Präparate bei

[1] Auch in den Zellen des Vegetationskegels von *Ardisia crispa*, die mit Němecschem Gemisch II (1% Chromsäure + 3% Kaliumbichromat āā 50 T. + 8 T. Formalin) fixiert und nach Volkonsky gefärbt wurden, färben sich die mit Phenolverbindungen ausgefüllten Vacuolen entweder goldgelb oder rot, grün und blau (von dem Differenzierungsgrad oder vielleicht von der Natur der Verbindungen abhängig?). Sie bestehen aus Elementen, die an die Golgi-Strukturen erinnern, sind aber gröber und oft kornartig. Hier wurden auch Fälle gefunden, wo die Kernteilungen in den mit diesen Verbindungen gefüllten Zellen vor sich gehen; diese aber bildeten keinen so festen und kompakten „Panzer" wie in den Nachbarzellen. Diese Tatsache weist auf große Kräfte hin, die während der mitotischen Teilung wirken und welche imstande sind, den bedeutenden Widerstand dieser Teilchen zu überwinden.

der Differenzierung im Eisenalaun stark zu entfärben, um die mit gelben Phenolverbindungen erfüllten Vacuomelemente an den Stellen zu sehen, wo früher der Netzapparat war, so daß hier kein Zweifel besteht, daß die beiden Gebildearten identisch sind. Zuweilen sind, statt der faserigen Golgi-Strukturen, nur Kanälchen zu sehen, die leer erscheinen oder mit Niederschlägen erfüllt sind. Die Ränder dieser unregelmäßigen Höhlen sind zuweilen auch mit Körnchen besät. Dies sind die sogenannten Holmgrenschen Kanälchen (Trophospongium, Lacunome), die ein nega-

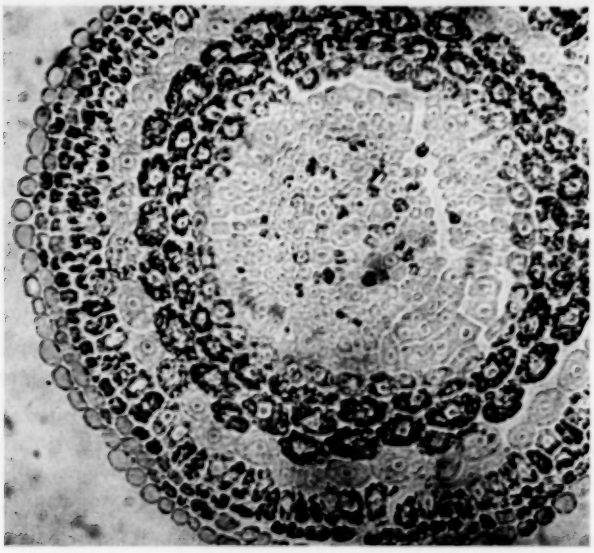

Abb. 4. Querschnitt durch die junge nicht gefärbte Wurzelspitze von *Fagopyrum tataricum*. Verteilung der gelben Phenolverbindungen im Vacuolarsystem. Vergrößerung etwa 250 ×. Photo A. Suchá

tives Bild des Golgi-Apparates oder seiner Teile darstellen (Abb. 1, Fig. 9; Abb. 2, Fig. 1—5)[1], vgl. auch Guilliermond 1927, S. 67, Fig. VI nach Corti: Epithelzellen des Mausdarmes). An den nicht gefärbten mikroskopischen Präparaten sind die Konturen dieser Kanälchen goldgelb. Es ist also beim Buchweizen gelungen, am gleichen Objekt beide Formen, in denen das Zellvacuom erscheint, d. h. die positive Form (Golgi-Apparat bzw. Golgi-Elemente) und die negative Form (Holmgrensche Kanälchen) zu finden. Bei der Hämatoxylin-Färbung färben sich nicht selten die Ränder dieser kleinen Vacuolen so intensiv, daß sie bei der mikroskopischen Untersuchung mit schwacher Vergrößerung den Eindruck von Stäbchen machen, die zuweilen den Chondriokonten nicht unähnlich sind (Abb. 1, Fig. 3; Abb. 2, Fig. 3 und 8).

[1] Unsere Mikrophotographien geben nur die gröberen Kanälchen und Vacuolen deutlich wieder.

Es ist sehr lehrreich, alle Veränderungen des mit den Phenolverbindungen ausgefüllten Vacuolarapparates in verschiedenen Zellen zu verfolgen, da sich dann zeigt, wie verschiedenartige Gestalten die Vacuomelemente im Laufe der Zellentwicklung und während der steigenden Hydratation des Protoplasmas annehmen können; dies äußert sich auch in dem verschiedenen spezifischen Gewicht dieser Elemente (MILOVIDOV 1930). Die Kolloidstoffe in den Vacuolen der Samenpflanzen unterscheiden sich sehr voneinander: oft besteht der Vacuominhalt aus in Alkohol löslichem Protein, das an die Phenolgruppen von Tanninen, Oxyflavonen und Anthocyanen gebunden ist. Die Phenolverbindungen fällen in den Vacuolen in den ersten Entwicklungsstadien das Osmium aus dem Osmiumtetroxyd aus und färben sich mit Eisensalzen fast schwarz (tiefblau, schmutziggrün), mit Kaliumbichromat gelb bis orange (vgl. GUILLIERMOND 1929). Die fixierten Mikrotomschnitte der gleichen Serie oder vom selben Würzelchen, die überhaupt nicht gefärbt, sondern nach der Paraffinbeseitigung unmittelbar in Kanadabalsam eingeschlossen wurden, erscheinen ganz farblos, mit Ausnahme der Zellringe mit den goldgelben Einschlüssen im Periblem und Dermatogen und einzelner Pleromzellen (Gefäßbündel, Abb. 4). Die in vivo beobachteten zerdrückten Würzelchen des Buchweizens sind farblos; nach der Einwirkung von 1%-Chromsäure oder 3%-Kaliumbichromat färben sich die Zelleinschlüsse schon nach kurzer Zeit goldgelb bis orange. Bei Zugabe von 5%-$FeCl_3$-Lösung färben sich die Vacuomelemente schmutzig-graugrün bis tiefgrau. Es sind also Phenolverbindungen. Sehr schöne Bilder bekommt man bei der Anwendung der Feulgenschen Nuclealreaktion. Das Innere der Querschnitte färbt sich dann hellviolett (Zellkerne, zuweilen auch schwach gefärbtes Cytoplasma unter dem Einfluß von Formalin in der Fixierungsflüssigkeit von NAWASCHIN), während alle Vacuoleneinschlüsse in den Dermatogen- und Periblemzellen neben den einzelnen Pleromzellen goldgelb erscheinen. Die Gestalt der Vacuomelemente entspricht der des Golgi-Apparates in verschiedenen Stadien: feine und gröbere Fasern und verschiedene Tröpfchen oder aber Kanälchen mit oder ohne Vacuolenniederschläge. Alle Lamellen, Ränder und Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv färben, bleiben nach der Nuclealfärbung oder ohne Färbung goldgelb oder auch farblos. Die Kanälchen befinden sich auch an den Zellpolen oder sie umgeben den Zellkern, sind fein oder gröber, dabei miteinander verbunden oder nicht, so daß man hier alle Übergänge von faserigen Strukturen über gröbere, ev. gegliederte bis zu den größeren Vacuolen finden kann (Abb. 1, Fig. 9; Abb. 2, Fig. 9, 12—15).

Es besteht also volle Übereinstimmung zwischen diesen zweierlei Arten, den positiven und negativen, der Strukturbilder in den mikroskopischen Präparaten. Die beiden Serien entsprechen dabei denen, die

wir nach der Vitalfärbung mit Neutralrotlösung finden. Bei dieser Färbung bekommen wir in den Zellen der zerdrückten Wurzelspitzen des Buchweizens schön gefärbte Vacuomelemente in ihrer typischen Form, d. h. Fäserchen, Netze, Knäuel und ähnliche Strukturen oder aber rundliche und ovoide kleine Vacuolen mit oder ohne Körnchen u. a. (vgl. GUILLIERMOND) mit allen Übergängen zu den normalen großen Vacuolen. Endlich kann die ganze Zelle fast völlig von den eng zusammenstoßenden Vacuolen mit ihren Niederschlägen ausgefüllt werden; die Vacuolen können auch eckig sein (vgl. auch GUILLIERMOND 1929, Fig. 15 unten: Meristem von Erbse; 1927, Taf. 1, Fig. 16, 17, 21, 23). Einige Gebilde färben sich dabei nicht mit diesem Farbstoff, es sind wahrscheinlich Öltropfen bzw. Lipidkörnchen. Die gefärbten Vacuomelemente treten zuweilen unter mechanischem Druck aus den Zellen heraus und behalten ihre Gestalt, was von ihrer halbflüssigen Konsistenz zeugt. Die mit Neutralrot gefärbten, sehr feinen Fädchen stellen entweder die Vacuolen selbst oder ihre intensiver gefärbten Ränder dar.

In den Würzelchen, die sich 4 Tage lang in destilliertem Wasser befanden, wurden mit Neutralrot hauptsächlich nur grobe körnerartige Vacuomelemente nachgewiesen; in den gefärbten Dauerpräparaten finden wir ebenfalls, an Stelle der typischen Golgi-Strukturen, nur große deformierte Vacuolen, die mit Körnchen ausgefüllt und schwarz oder gelbbraun gefärbt sind, oder aber die zusammenfließenden Kanälchen. Es ist wahrscheinlich, daß nach der langdauernden Wasserwirkung die Vacuolen aufquellen; während ihrer Hydratation wird ihr Inhalt gelöst und dann ausgefällt. Das äußert sich darin, daß wir, an Stelle des Golgi-Apparates, nur gewöhnliche Vacuolen mit den Niederschlägen oder aber Kanälchen finden. Ähnlich verhalten sich diese Strukturelemente in den Colchicinversuchen. In den älteren Wurzelteilchen wurden Golgi-Gebilde nicht gefunden; die sie bildenden Substanzen gehen wahrscheinlich in die Lösung über bzw. werden durch Elemente der Gefäßbündel in höher gelegene Pflanzenteile abgeleitet: wie haben schon gesehen, daß die Zellen dieser jungen Bündelelemente Phenolverbindungen enthalten können.

Auch nach der Fixierung mit Carnoyscher Flüssigkeit waren diese Gebilde nicht zu erkennen.

Ein Vergleich aller dieser Strukturen, die nach den verschiedenen Behandlungen bzw. ohne jede Färbung erhalten wurden, spricht für ihre völlige Identität. Es sind also typische Golgi-Strukturen, die in diesem Fall nicht durch spezielle Imprägnierungsmethoden mit Silber oder Osmium, sondern durch gewöhnliche Fixierung mit NAWASCHINs Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin erhalten werden konnten. Die Färbung mit Neutralrot zeugt andererseits davon, daß es gleichzeitig typische Vacuomelemente sind.

Wie bekannt, enthält der Buchweizen ein Glykosid, das Rutin. Es ist deswegen möglich, daß sich diese Phenolverbindung bei den Keimpflanzen auch in den Würzelchen und gerade in Vacuolen konzentriert, wie es auch bei anderen ähnlichen Substanzen der Fall ist (Tannine, Anthocyane). Die bedeutende Affinität der gefundenen Strukturen zum Eisenlack ist vielleicht durch gewisse physikalisch-chemische Eigenschaften dieses Glykosids bedingt, was zu gut ausgeprägten Bildern des typischen Golgi-Apparates in den Zellen führt.

Aus dem Gesagten ist es klar, daß der sogenannte Golgi-Apparat keine besondere Zellstruktur, sondern ein System von Vacuomelementen darstellt. Der Begriff „Golgi-Apparat" hat demnach jetzt keine weitere Existenzberechtigung mehr, da er keine selbständige Zellstruktur darstellt, sondern sich nur auf eine der Demonstrationsarten der Vacuomelemente in gewissen Zellen gründet, die noch dazu unvollkommen, unsicher und unspezifisch ist. Es ist sozusagen ein „historischer Artefakt", welcher die Cytologie unnütz belastet und einen Wirrwarr in einer klaren Frage der Vacuommorphologie hervorruft, welche wir für definitiv gelöst halten können. Die physikalisch-chemischen Eigenschaften des Vacuoms sind bereits genügend untersucht worden. Seine chemischen Eigenschaften bedürfen aber in verschiedenen Fällen noch einer gründlichen Untersuchung. Wir können daher mit den Behauptungen, daß die „Versuche, ihn" (d. h. den Golgi-Apparat) „mit dem Zellsaftvacuolensystem als „Vacuom" (GUILLIERMOND, P.-A. DANGEARD) zu homologisieren, fehlgeschlagen sein dürften" (GEITLER 1955) und daß dieser Vergleich „ungestützt und unfruchtbar" sei (KÜSTER 1951), in keiner Weise einverstanden sein.

Aus dem Beispiel des Buchweizens sehen wir wiederum, daß das Zellvacuom mit verschiedenen Mitteln demonstriert werden kann, von denen einige es wie einen typischen Golgi-Netzapparat entwickeln, was auch mit einer neuen, nicht speziellen Methodik zuweilen gelingt. Wir fassen unsere Erfahrungen in dieser Hinsicht wie folgt zusammen:

Das Vacuom in den Zellen der jungen Wurzelspitzen von *Fagopyrum esculentum* und *Fagopyrum tataricum* erscheint in vivo ohne irgendeine Behandlung farblos.

Mit 0,05%-Neutralrotlösung färben sich die Vacuomelemente typisch rot bzw. rosa.

5%-Lösung von $FeCl_3$ färbt diese Elemente schmutziggrün bis tiefgrau.

Nach der Einwirkung von 1% Chromsäure- und 3%-Kaliumbichromatlösung färben sich die Vacuomelemente gelb bis orange, in den mit Nawaschinscher Flüssigkeit fixierten Präparaten goldgelb.

Nach der Nuclealfärbung erscheint in den Schnitten neben dem gelbgefärbten Vacuom auch die Chromatinsubstanz der Zellkerne bzw.

der Chromosomen, einschließlich der Satelliten tingiert, und zwar hellviolett.

Nach der Heidenhainschen Eisenhämatoxylin-Färbung findet man sehr gut ausgeprägte Bilder des „Golgi-Apparates" in allen möglichen Formen, auch als Dictyosomen und ähnliche Gebilde. Nach der Gegenfärbung mit Eosin- oder Lichtgrünlösung erhöht sich der Kontrast. In den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Dauerpräparaten oder in den nicht gefärbten Präparaten erscheint nicht selten ein System von Kanälchen, oft mit gefärbten Rändern oder inneren Niederschlägen, das im Ganzen den Holmgrenschen Kanälchen (Trophospongium) entspricht. Man kann alle Übergänge zwischen halbflüssigen und dünnflüssigen Vacuomelementen finden, was sich im verschiedenen Hydratationsgrad und im Zusammenfließen dieser Elemente bis zu normalen typischen Vacuolen äußert.

Die unerwartete Färbbarkeit der Vacuomelemente in den Wurzeln des Buchweizens mit Eisenhämatoxylin ohne Imprägnierung mit Silber bzw. Osmium kann vielleicht durch eine gewisse Affinität des Vacuominhaltes (Rutin, dessen Derivate oder Vorstufen?) zu diesem Farbstoff erklärt werden.

Der typische Golgi-Apparat kann also in den mikroskopischen Präparaten zuweilen auch mit Methoden, die nicht auf Imprägnierung beruhen, demonstriert werden und stellt daher auch in dieser Hinsicht keine spezifische Zellstruktur dar.

Wir können den sogenannten „Golgi-Apparat" nicht für ein besonderes Zellorganoid halten, sondern nur für eine, noch dazu unvollkommene Art der Darstellung des Zellvacuoms.

Das beschriebene Objekt kann für die Demonstrierung des „Golgi-Apparates" und aller seiner Übergänge zu Kanälchensystemen und zu den typischen Vacuolen in der Pflanzenzelle empfohlen werden. Es ist erstaunlich, daß die Autoren, die mit derselben Pflanzenart oder mit verwandten Arten gearbeitet haben (Stevens, Quisenberry, Sugiura, Taylor, Jaretzky u. a.) nichts von diesen so auffallenden Strukturen in den Wurzeln erwähnen, obgleich sie oft auch Nawaschinsche Flüssigkeit verwenden. Noch erstaunlicher ist, daß Sugiura (1925) einen „Golgi-Apparat" in den Tapetenzellen von *Polygonum savatieri* erwähnt und daß Jaretzky (1928) in den entsprechenden Zellen von *Fagopyrum emarginatum* und *Fagopyrum cymosum* ein „fadenförmiges, relativ dickes, tief dunkel gefärbtes Gebilde" als Golgi-Apparat beschreibt, „das sich vornehmlich in der Nähe der Kerne befand, sich sogar häufig an diese anschmiegte (Fig. 110 und 111)". Aus diesen Abbildungen geht aber hervor, daß es sich dabei vielleicht eher um einige Kristalloide gehandelt haben mag.

Zusammenfassung

In den jungen Wurzelspitzen des Buchweizens (*Fagopyrum esculentum* und *Fagopyrum tataricum*) wird mittels einer üblichen Fixierungs- und Färbemethode (Nawaschin-Heidenhain) ohne jegliche Imprägnierung die Existenz eines typischen „Golgi-Apparates" demonstriert und seine Identität mit dem Zellvacuom bewiesen.

Literatur

Bowen, R.: Studies on the structure of plant protoplasm. I. The osmiophilic platelets. Z. Zellforsch. **6** (5); 689—725 (1928). — Corti, A.: Studi di morfologia cellulare. Lacunoma, apparato interno del Golgi (trofospongio), condrioma, idiosoma. Ric. Morf. **4**, 314—422 (1924). — Dangeard, P.: Cytologie végétale et cytologie générale. Paris 1947. — Geitler, L.: Normale und pathologische Anatomie der Zelle. In Handbuch der Pflanzenphysiologie (W. Ruhland), Bd. I, S. 123—167. Berlin: Springer 1955. — Guilliermond, A.: Recherches sur l'appareil de Golgi et ses relations avec le vacuome. Archives Anat. microsc. **23**, 1—98 (1927). — The recent development of our idea of the vacuome of plant cells. Amer. J. Bot. **16**, 1—22 (1929). — Nouvelles recherches sur la nature et la signification des formations dites Golgi. Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét. **1** (3), 197—259 (1935). — Jaretzky, R.: Histologische und karyologische Studien an Polygonaceen. Jb. wiss. Bot. **69**, 357—490 (1928). — Küster, E.: Die Pflanzenzelle, 2. Aufl. Jena 1951. — Mahony, K.: Morphological and cytological studies on Fagopyrum esculentum. Amer. J. Bot. **22**, 460—475 (1935). — Milovidov, P.: Einfluß der Zentrifugierung auf das Vacuom. Protoplasma (Berl.) **10**, 452—470 (1930). — Parat, M.: Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme, chondriome, vacuome (appareil de Golgi), enclaves etc., pH, oxydase, peroxydase, rH de la cellule animale. Archives Anat. microsc. **24**, 73—357 (1928) — Quisenberry, K.: Chromosome number in buckwheat species. Bot. Gaz. **83**, 85—88 (1927). — Stevens, N.: Observations on heterostylous plants. Bot. Gaz. **53**, 277—308 (1912). — Sugiura, T.: On the meiotic division of pollen mother-cells of Polygonum savatieri Nakai. Botanic. Mag. **39**, 291—296 (1925). — Taylor, W.: Chromosome constrictions as distinguishing characteristics in plants. Amer. J. Bot. **12**, 238—244 (1925).

Dr. P. Milovidov, Praha 6, Ždanova 59, ČRS.

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach Jansen" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Enzymologie

Eine Darstellung für Chemiker, Biologen und Mediziner

Von Dr. **Otto Hoffmann-Ostenhof**, Privatdozent am I. Chemischen Laboratorium der Universität Wien. Mit 44 Textabbildungen. XVI, 772 Seiten Gr.-8°. 1954.

Ganzleinen DM 112.—

Aus den Besprechungen: Das durch entsprechende Erweiterung einer zweisemestrigen Vorlesung über Enzymologie für vorgeschrittene Hörer der Chemie entstandene Werk richtet sich vor allem an Biologen und Mediziner, welche in der verwirrenden Fülle der Fermentliteratur zeitgemäße Führung suchen, und bietet diesen, nicht zuletzt infolge der vom Autor selbst entwickelten, systematischen Nomenklatur, einen außerordentlich klaren und ausführlichen, überall mit Hinweisen auf herkömmliche Bezeichnungen sowie auf die Originalliteratur versehenen Überblick. Hierbei wurde erstmalig konsequent der Tatsache Rechnung getragen, das Enzyme gleicher Spezifität, die aus verschiedenen Organismenarten stammen, bis zum ausdrücklichen Beweis des Gegenteils als chemisch voneinander verschiedene Stoffe anzusehen sind. . .

„Berichte über die wissenschaftliche Biologie"

SPRINGER-VERLAG / WIEN

Moderne Methoden der Pflanzenanalyse

Herausgegeben von **K. Paech†, M. V. Tracey,** Rothamsted.
In 4 Bänden. Jeder Band ist einzeln käuflich.

Modern Methods of Plant Analysis

Edited by **K. Paech†,** Tübingen, **M. V. Tracey,** Rothamsted.
In 4 Volumes. Each volume is sold separately.

Erster Band: Bearbeitet von G. Braunitzer, J. Glover, M. J. R. Healy, E. Hecker, H. Hellmann, R. Hill, E. C. Humphries, R. H. Kenten, G. Kortüm, M. Kortüm-Seiler, K. Paech, N. W. Pirie, J. Small, R. L. M. Synge, F. R. Whatley. Mit 215 Abbildungen. XVIII, 542 Seiten Gr.-8°. 1956. Ganzleinen DM 108.—
Subskriptionspreis Ganzleinen DM 86.40

Zweiter Band: Bearbeitet von S. A. Barker, D. J. Bell, A. A. Benson, G. Dangschat, W. Franke, L. J. Haynes, F. A. Henglein, E. L. Hirst, M. A. Jermyn, J. K. N. Jones, M. L. Meara, D. F. Meigh, S. L. Ranson, R. Scarisbrick, M. V. Tracey, A. R. Trim, W. J. Whelan, J. Wolf. Mit 48 Abbildungen. XIII, 626 Seiten Gr.-8°. 1955.
Ganzleinen DM 110.—
Subskriptionspreis Ganzleinen DM 88.—

Dritter Band: Bearbeitet von H. M. Benedict, D. D. Clarke, H. Erdtman, K. Freudenberg, T. A. Geissman, T. W. Goodwin, O. Hoffmann-Ostenhof, H. Holtzem, E. Jucker, P. Larsen, O. Moritz, F. F. Nord, R. F. Phipers, W. Schmid, O. Th. Schmidt, F. A. Skinner, M. Steiner, G. de Stevens, A. Stoll. Mit 77 Abbildungen. XIII, 761 Seiten Gr.-8°. 1955. Ganzleinen DM 138.—
Subskriptionspreis Ganzleinen DM 110.40

Vierter Band: Bearbeitet von H. G. Albaum, A. Benitez, B. T. Cromwell, J. Duckworth, E. F. Hartree, K. Hasse, E. Jucker, R. Markham, J. R. P. O'Brien, J. Pace, R. A. Peters, N. W. Pirie, P. Seifert, J. H. C. Smith, A. Stoll, F. M. Strong, R. L. M. Synge, M. Thomas, M. V. Tracey, E. Werle. Mit 82 Abbildungen. XV, 766 Seiten Gr.-8°. 1955. Ganzleinen DM 145.—
Subskriptionspreis Ganzleinen DM 116.—

Subskriptionspreise werden gewährt bei Verpflichtung zur Abnahme des Gesamtwerkes.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin - Göttingen - Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany